



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

“Aspectos sobre la selección de hospedero entre el camarón simbiote anemonal *Periclimenes pedersoni* y sus anémonas hospederas *Bartholomea annulata* y *Condylactis gigantea*”

Tesis

Para obtener el título de

Maestra en Ciencias

Presenta

Biol. Lizbeth del Carmen Rodríguez Pestaña

Directora de Tesis:

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui

México, D. F., octubre del 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**“Aspectos sobre la selección de hospedero entre el camarón
simbionte anemonal *Periclimenes pedersoni* y sus anémonas hospederas
Bartholomea annulata y *Condylactis gigantea*”**

Alumna:

Biol. Lizbeth del Carmen Rodríguez Pestaña

Comité Tutoral

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui
Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación
(UMDI)-Facultad de Ciencias. UNAM

Dr. Nuno Simoes
UMDI-Facultad de Ciencias. UNAM

Dr. Jorge Ciros Pérez
Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM

Dr. Fernando Álvarez Noguera
Instituto de Biología. UNAM

Dr. Roberto Iglesias Prieto
Unidad del Mar, Puerto Morelos, Instituto de
Ciencias del Mar y Limnología. UNAM

México, D. F., octubre 2007

DEDICATORIA

Para mis padres *Rosa María* y *Josué*, porque son un ejemplo de fortaleza y me han apoyado en cada una de las decisiones que he tomado, gracias por el inmenso amor que me han brindado y por enseñarme tanto de la vida. Los amo!. Pa, gracias por decidir ser mi padre. Ma, admiro tú fortaleza, ánimo y paciencia para la vida.

Para mis hermanos *Carlos* (negrito bimbo!) y *Vladi* (mi hormiguita, te extraño mucho!), por ser tan lindos hermanos y amigos. Gracias por tanto ánimo y amor!.

Abue Julia, se que te hubiera gustado ver todo lo que he crecido, esto es el resultado de tus enseñanzas y de las fuerzas que me das para siempre seguir.

Para mi abue *Nicolás*, mis tíos y primos que siempre han estado apoyándome, dándome ánimos y sobretodo mucho cariño. Y para mi recién llegado sobrino.

Kikín, para ti, porque sigues estando en nuestras vidas y porque animabas los días de mucho trabajo siempre con esos chistes y sonrisas. Mil Gracias!

Para mis grandes amigos, que a pesar de las distancias físicas tienen siempre un gesto cariñoso para mí: *Joel, Gisela, Andy, Dani* (chiapas), *Viole, Tere Zapata, Omar, Brau*.

Para *Ale* y *Pedro*, porque a pesar de la actual lejanía, fueron mis grandes amigos en la aventura Sisaleña. Chicos gracias por la luz que encendieron en la oscuridad!

A *Daniel*, por ayudarme ver esas cosas que no me había dado la oportunidad, porque llegaste y me ayudaste a arrancar esa tristeza veraniega. Fue placentera tú compañía.

Para *Joaquín*, porque me has enseñado tanto de la vida, porque hemos estado juntos a pesar de los kilómetros que nos han separado, porque hemos crecido juntos, porque eres mi consciencia, porque fue, es y espero siga siendo un placer encontrarte... Un beso cariñoso.

Para mis *Boris*...

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a PAPIIT-UNAM (IN-208302) por el financiamiento de este proyecto. A las Instituciones que nos permitieron realizar los muestreos y extracción de organismos en diversos lugares del Caribe mexicano, CONAPESCA-SAGARPA en vida silvestre y la SEMARNAT a través de la CONANP.

A los Técnicos del área de ecología de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación en Sisal (UMDI-Sisal), Facultad de Ciencias, UNAM, los Ings. en Acuicultura: *Luis Enrique Hidalgo Arcos* y *Eliodoro Hernández-Hernández*, así como al Técnico de salidas de campo M. en C. *Alfredo Gallardo*, por el apoyo en la realización de este trabajo.

Agradezco a todos los investigadores que forman parte de la UMDI-Sisal. A los *Drs. Xavier Chiappa* y *Carlos Rosas*, el M. en C. *Adolfo Sánchez*, a la *Dra. Gabriela Gaxiola* y especialmente al *Dr. Nuno Simoes* por todo el apoyo me brindó desde el momento en que llegué al grupo de Ecología. Pero sobre todo un especial agradecimiento a la *Dra. Maite Mascaró* por todo su apoyo, dedicación, comprensión, ánimo y por creer en el proyecto y darme la oportunidad de crecer con ellos. Pero sobretodo Maite y Nuno, mil gracias por estar en esos momentos difíciles cuando parecía que las cosas no salían, por el cariño, las sonrisas y las palabras que me regalaban cuando el ánimo estaba decaído.

A los miembros del comité académico y revisores de esta tesis, *Dr. Fernando Álvarez Noguera*, *Dr. Roberto Iglesia* y especialmente, al *Dr. Jorge Ciro Pérez*, por su gran apoyo y dedicación a la revisión del trabajo, pero sobretodo por su apoyo cuando estaba enferma.

A todos los integrantes del área administrativa del PCMyL: *Guadalupe Godoy (Lupita)*, *Chantal*, *Gabriela Álmaraz (Gaby)* y *Diana*.

A todos los que formaron parte del grupo de salidas de campo: Equipo de Buceo de la Fac de Ciencias: *Juan Manuel Oseguera (Man)*, *Emmanuel Teyssier Teutli (Emman)*, *Silvia Hinojosa Álvarez (Chiva)*, *Andrés Ocampo Palacios (Pato)* y *Bárbara Serrano Flores*; *Nuno* (en cada salida estabas con ese ánimo inagotable), *Alejandra*, *Pedro*, *Luis Cunha* (no olvido tus enormes ganas de solo estar bajo el agua), *Cecilia*, *Andrés* (siempre dispuesto a la captura

de cualquier animal acuático comestible), *Braulio* (siempre recordaré el gesto tan lindo cuando capturaste solo los “bichos”), *Graciela*, *Catarina* y *Carlos Maldonado*.

Gaby Rom, por los buenos y divertidos momentos compartidos en Sisal.

A *Carlos* porque compartimos muchos momentos y dos traviesos perros (*Daniel's*, se te extraña! y la linda *Lua*). *Lizza*, aunque llegaste al final de mi estancia en Sisal, sabes que eres muy especial para mí. *Yas*, también llegaste al final, pero fue lindo encontrarte.

Al M. en C. *Hugo Molina*, por enseñarme la pasión por la ciencia! pero sobretodo por tú amistad y cariño.

A *Marianita*, *Claus*, *Brau* y *Gerardo*, porque compartimos buenos e inolvidables momentos en el DF, inclusive estudiando para los horribles exámenes.

A todos las chicas y chicos con las que compartí la estancia en Sisal: *Mao* (por siempre estar), *Gemma*, *Reyna*, *Carmen Galindo*, *Claus*, *Ceci*, *Elio*, *Merly*, *Andrés*, *Quetza*, *Sofía*, *Edgar*, *Nadia*, *Elis*, *Emilio*, *Jaime (cholo)*, *Man*, *Salvador (chavita)*, *Salvador Zarco*, *Cat*. Porque todos caímos en el embrujo de *SalSiPuedes!*

Un agradecimiento especial a *Ariadna (Araña)*, *Nelda* (madre te extrañé mucho!) *Pepe Taboada*, *Gemma* y *Tere* por su gran apoyo en el tiempo que estuve desde Carmen hasta Sisal.

A la familia *Hernández-Hernández*, por acogerme en su casa y darme tantos apapachos. *Doña Geni*, que rico ceviche!

A *Lili* y *Ricardo*, sin olvidar por supuesto a la niña *Maya*, por su amistad y apoyo.

A cada una de las personas con las que he coincidido en la vida, porque de cada una de ellas he aprendido algo y me he llevado momentos inolvidables.

ÍNDICE

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	vi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	15
2.1 Objetivo general	15
2.2 Objetivos particulares	15
3.- HIPÓTESIS	16
4.- MATERIALES Y MÉTODOS	17
4.1 Captura y transporte de animales	17
4.2 Mantenimiento de los organismos	18
4.3 Diseño experimental	19
<u>4.3.1 Aclimatación y desaclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>B. annulata</i> y <i>C. gigantea</i></u>	19
4.3.1.1 Descripción del comportamiento y variables analizadas durante la aclimatación de <i>P. pedersoni</i> a ambas especies de anémonas hospederas	19
4.3.1.2 Desaclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>B. annulata</i> y <i>C. gigantea</i>	24
<u>4.3.2 Selección de especie de anémona hospedera</u>	25
<u>4.3.3 Efecto de la conducta de territorialidad de <i>P. pedersoni</i> sobre la selección de anémonas hospederas</u>	26
4.4 Análisis Estadístico	28

5.- RESULTADOS	30
5.1 Aclimatación y desaclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>B. annulata</i> y <i>C. gigantea</i>	30
<u>5.1.1 Descripción del comportamiento y variables analizadas durante la aclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>B. annulata</i></u>	30
<u>5.1.2 Descripción del comportamiento y variables analizadas durante la aclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>C. gigantea</i></u>	39
<u>5.1.3 Desaclimatación de <i>P. pedersoni</i> a <i>B. annulata</i> y <i>C. gigantea</i></u>	41
5.2 Selección de especie de anémona hospedera	41
5.3 Efecto de la conducta de territorialidad de <i>P. pedersoni</i> sobre la selección de anémonas hospederas	42
6.- DISCUSIÓN	44
7.-CONCLUSIONES	63
8.- BIBLIOGRAFÍA	65

RESUMEN

En el ambiente marino, principalmente en las zonas tropicales, la simbiosis entre camarones carídeos y anémonas marinas es común. Estas asociaciones difieren en el grado de especificidad, y estudios de campo muestran que el camarón carídeo *Periclimenes pedersoni* es relativamente poco específico, ya que a lo largo de su distribución geográfica se ha visto frecuentemente asociado a la anémona *Bartholomea annulata*, menos frecuentemente a la anémonas *Condylactis gigantea*, *Lebrunia danae*, *Aiptasia pallida*, el coral *Richordea florida*, entre otros, y ocasionalmente se ha reportado sin estar asociado a ningún hospedero.

La asociación más frecuente de *P. pedersoni* con *B. annulata* que con *C. gigantea* puede estar explicada mediante tres modelos: a) *modelo fisiológico*, las diferencias en el patrón de asociación están determinadas por una protección diferencial de *P. pedersoni* contra los nematocistos de ambas especies, sea ésta innata o adquirida mediante la aclimatación; b) *modelo conductual*, las diferencias en el patrón de asociación están determinadas por una conducta de preferencia de *P. pedersoni* por *B. annulata*; c) *modelo ecológico*, las diferencias en el patrón de asociación son el resultado de factores ecológicos. Los objetivos del presente estudio son a) describir comparativamente el comportamiento de *P. pedersoni* durante la aclimatación a *B. annulata* y *C. gigantea*; b) determinar si la preferencia es el mecanismo mediante el cuál *P. pedersoni* en estadio adulto selecciona a sus anémonas hospederas; y c) determinar si la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* influye en la selección de la anémona hospedera.

Para examinar la pertinencia del modelo fisiológico, se describió el comportamiento de *P. pedersoni* durante la aclimatación a las dos especies de anémonas hospederas (Exp. 1). Se introdujeron en el acuario una anémona y un camarón que nunca habían estado en contacto y se video-grabaron las imágenes. Se registraron y definieron categorías conductuales y variables cuantitativas. El modelo conductual se evaluó mediante un experimento (Exp. 2) que permitiera corroborar la presencia de una conducta selectiva de los camarones ante situaciones sin opción (SO) y con opción (CO). En el tratamiento SO se presentó *P. pedersoni* ante dos individuos de la misma especie de anémona por separado, en tanto que en el tratamiento CO se presentaron camarones ante un individuo de cada especie de anémona, simultáneamente. Se registró la frecuencia de camarones que eligieron cada especie de anémona, y aquellos que no eligieron

alguna. Se consideró un evento de elección cuando había ocurrido el proceso de aclimatación. Para determinar si existe un efecto de la territorialidad sobre la selección de especie de anémona hospedera se realizó un experimento de selección con tratamientos SO y CO (opción dada por la presencia o no de otro *P. pedersoni* aclimatado a la anémona) solo utilizando a *B. annulata* (Exp. 3).

Los resultados mostraron que *P. pedersoni* es capaz de aclimatarse a ambas especies de anémonas, pero en mayor porcentaje a *B. annulata* que a *C. gigantea* (80% y 20%, respectivamente). Dado que los primeros contactos físicos del camarón con las anémonas siempre provocaron descargas tóxicas que generaron una respuesta de retracción en los camarones, se puede sugerir que la protección en *P. pedersoni* se adquiere a través de un proceso de aclimatación. Asimismo, se demostró que *P. pedersoni* no prefiere a *B. annulata* cuando la alternativa es *C. gigantea*, por lo que el patrón natural de asociación a estas anémonas no está explicado por la exhibición de una conducta basada en la preferencia. La ausencia de diferencias significativas estuvo relacionada con el bajo porcentaje de camarones que eligieron asociarse a *C. gigantea* en el tratamiento SO (35%). De manera similar, *P. pedersoni* no prefiere anémonas *B. annulata* sin la presencia de un camarón simbiote, cuando la alternativa es otra *B. annulata* con un camarón simbiote, sugiriendo que la conducta territorial no influye en la selección de la anémona hospedera. No obstante, es posible que el efecto de dicha conducta no haya sido expresado dada la ausencia del recurso por el cual los camarones compiten (peces para ser limpiados).

Se puede concluir que la adquisición de la protección contra las toxinas de ambas especies de anémonas explica sólo parcialmente las diferencias en los patrones de asociación observados en el medio natural, y que se requiere de mas información relativa al mecanismo fisiológico y bioquímico que ocurre durante la aclimatación, y su relación con la conducta desplegada tanto por camarones como por anémonas. Dado que la preferencia no es el mecanismo mediante el cual *P. pedersoni* adultos se asocian a sus anémonas hospederas, es posible que algunos factores ecológicos, como aquellos que regulan el asentamiento de poslarvas y juveniles tempranos, y la competencia inter e intraespecífica, sean los más importantes en determinar los patrones observados. No se descarta, sin embargo, que las diferencias entre poblaciones de *P. pedersoni* que han sido reportadas estén ligadas a líneas filogenéticas distintas dentro del rango mas amplio de su distribución geográfica.

1.- INTRODUCCIÓN

El creciente interés en la acuarofilia ha incrementado el número y diversidad de especies ornamentales tropicales de agua marina, salobre y dulce que son comercializadas (Lubbock y Polunin, 1975; Dayton, 1995; Wabnitz *et al.*, 2003). Los organismos marinos que sustentan la acuarofilia son generalmente obtenidos de la captura directa del medio natural, lo que ha generado varios problemas relacionados con su conservación y la de los ecosistemas de los cuáles forman parte. Y es que las técnicas de captura han provocado un alto impacto en los arrecifes como consecuencia del uso de explosivos, cianuro, y anestésicos, destruyendo diversos nichos ecológicos (Dayton, 1995; Lin *et al.*, 2001; Bauer, 2004). Por lo que se ha propuesto la producción acuícola de algunas especies, como una medida preventiva ante la perturbación y destrucción de la fauna marina causada por la captura comercial (Bauer, 2004). Debido a la falta de conocimiento de la biología, dinámica de poblaciones y características de los ciclos de vida de algunas de estas especies, ha sido difícil instrumentar protocolos de producción efectivos (Lin *et al.*, 2001; Holt, 2001).

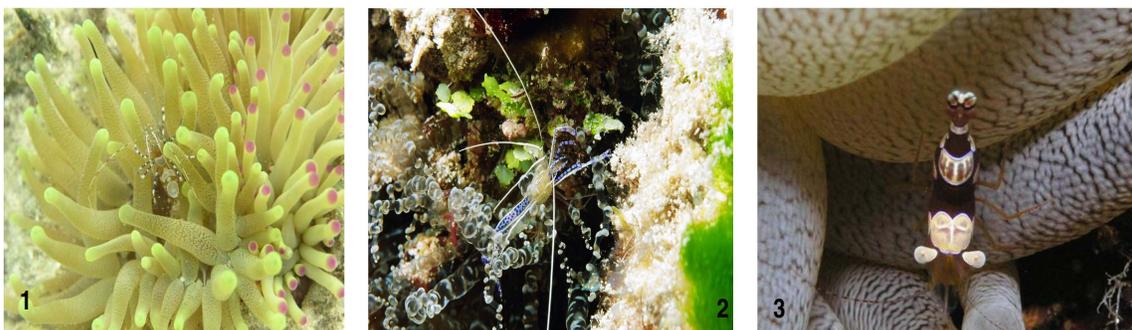
Entre las principales especies marinas de importancia comercial se encuentran los peces y los crustáceos, dada su atractiva coloración, formas exóticas y sus muy interesantes hábitos conductuales (Simoës, 2003). Se estima que en el mundo se recolectan y comercializan entre 9 y 10 millones de invertebrados, principalmente moluscos, camarones y anémonas. De estos, dos grupos de camarones limpiadores, *Lysmata* spp. y *Stenopus* spp., y un grupo de anémonas, *Heteractis* spp. constituyen aproximadamente el 15% de todos los invertebrados comercializados (Simoës, 2003). De acuerdo con reportes taxonómicos (Markham *et al.*, 1990; Martínez-Guzmán y Hernández-Aguilera, 1993), en México existen varias especies de camarones ornamentales de los géneros *Lysmata*, *Periclimenes*, *Thor* y *Stenopus*, potenciales para el mercado de acuarofilia.

Algunas de estas especies, *Periclimenes yucatanicus* (Ives, 1981), *Periclimenes pedersoni* (Chace, 1958) y *Thor amboinensis* (De Man, 1888), han desarrollado estrechas relaciones simbióticas con otros organismos (Bauer, 2004); algunas especies son limpiadores facultativos u obligatorios de peces, ocupando un papel vital en el equilibrio de los ecosistemas, puesto que remueven los parásitos o el tejido en descomposición de otras especies, manteniendo sanas y estables las poblaciones (Limbaugh *et al.*, 1961; Kotter, 1997; Zhang *et al.*, 1998); otras viven en

simbiosis con anémonas marinas (Limbaugh *et al.*, 1961; Criales, 1979, 1984). Dada esta interacción, resulta de particular interés mantener en cautiverio y en buenas condiciones de salud tanto a los camarones como a sus respectivos hospederos. Asimismo, es indispensable conocer los aspectos biológicos de estas relaciones simbióticas, desde un punto de vista tanto fisiológico como ecológico.

La simbiosis es una asociación o interacción prolongada en la cual hay un contacto entre individuos de dos especies diferentes (Krebs, 1978; Fautin, 1991, 1995; Bauer, 2004). Se le llama simbiote al individuo cuya especie ha abandonado los hábitos de vida libre ancestrales para vivir con un individuo de otra especie (hospedero), que generalmente es más grande que el simbiote (Bauer, 2004). Existen tres formas de clasificar las relaciones simbióticas con base en los costos y beneficios que obtienen ambas especies: comensalismo, mutualismo y parasitismo (Krebs, 1978; Odum, 1981; Fautin, 1995; Bauer, 2004).

En el medio ambiente marino, principalmente en las zonas tropicales, la simbiosis entre crustáceos y cnidarios es una asociación interespecífica común (Wirtz, 1997), destacando la simbiosis entre los camarones carídeos de las familias Palaemonidae (Subfamilia Pontoniinae) (Bauer, 2004) e Hippolytidae y las anémonas marinas (Stevens y Anderson, 1985; Fautin *et al.*, 1995; Figuras 1, 2 y 3). Existen reportes de asociaciones entre camarones carídeos y esponjas (Berggren, 1993), corales (Spotte *et al.*, 1991; Spotte *et al.*, 1994; Williams y Bunkley-William, 2000; Vargas, 2000), equinodermos (Bruce, 1980) y moluscos (Spotte, 1996a).



Figuras (1). *P. yucatanicus* sobre *C. gigantea* en Puerto Morelos, Quintana Roo, Méx.; **(2).** *P. pedersoni* con *B. annulata* en Punta Allen, Quintana Roo, Méx.; y **(3).** *T. amboinensis* entre los tentáculos de *C. gigantea* en Cozumel, Quintana Roo, Mex. Fotografías tomadas por Biol. Juan Manuel Oseguera.

Dentro del género *Periclimenes*, diversas especies del Mar Caribe y del Atlántico Occidental, entre ellas, *P. pedersoni*, *P. yucatanicus*, *P. anthophilus* (Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964) y *P. rathbunae* (Schmitt, 1924), establecen relaciones simbióticas con anémonas marinas (Bauer, 2004). Otras especies de carídeos de la familia Pontoniinae viven más íntimamente relacionados con su hospedero, por ejemplo, *Platycaris latirostris* (Holthuis, 1952) habita en las grietas de las colonias de corales (Bauer, 2004).

Se desconoce a ciencia cierta cuáles son los costos y beneficios en la interacción entre los camarones carídeos y las anémonas, y consecuentemente no se ha podido clasificar el tipo de simbiosis al que estas asociaciones pertenecen. Algunos estudios indican que la relación es comensalista (Bruce, 1976a, b; Smith, 1977), y que el aparente beneficio que los camarones reciben es la protección de peces y otros depredadores. Tal es el caso de *P. brevicarpalis* (Schenkel, 1902) y la anémona *Entacmea quadricolor* (Rüppell y Leuckart, 1828) (Fautin *et al.*, 1995), que en el medio natural gana protección contra los depredadores, aunque en ausencia de depredadores (en experimentos de laboratorio), su crecimiento, longevidad y fecundidad son incrementados al vivir asociados a la anémona. Sin embargo, también se ha reportado que *P. brevicarpalis* provoca daños ligeros en los tentáculos de *E. quadricolor*, lo cual indicaría que este comensalismo podría tender hacia el parasitismo (Suzuki y Hayashi, 1977). Otros estudios indican que la relación entre camarones carídeos y sus anémonas hospederas es mutualista, puesto que los camarones tienen un papel importante en el mantenimiento de los tentáculos de las anémonas, limpiando el exceso de moco (Smith, 1977; Crawford, 1992). A su vez, este moco y la comida que regurgitan las anémonas es aprovechada como alimento por los camarones (Bauer, 2004). En el mismo sentido, Spotte (1996b) argumenta que la anémona *C. gigantea* obtiene una fuente adicional de nitrógeno a partir de las heces originadas por *P. yucatanicus*, y que ésta incrementa ligeramente la abundancia de zooxantelas (dinoflagelados fotosintéticos) en los tentáculos de la anémona.

Como muchas otras asociaciones, las interacciones simbióticas entre camarones carídeos y sus hospederos, difieren en su grado de especificidad. Existen indicios de que la asociación de los camarones con las anémonas es bastante específica, y debe ocurrir desde los primeros estadios de vida cuando los camarones terminan su etapa planctónica y se asientan en el bentos como postlarvas o juveniles (Goy, 1990; Crawford, 1992; Williams y Bunkley-Williams, 2000). En general,

los camarones son encontrados en el medio natural asociado a especies simpátricas (Herrnkind *et al.*, 1976; Suzuki y Hayashi, 1977; Nizinski, 1989; Gwaltney y Brooks, 1994; Knowlton y Keller, 1985 en Guo *et al.*, 1996); sin embargo, aunque dos especies de anémonas hospederas sean simpátricas, los camarones no necesariamente se encuentran asociados a ambas.

El grado de especificidad en la relación simbiótica entre camarones y anémonas marinas varía dependiendo de las especies y la zona de distribución geográfica (Bauer, 2004). En particular, en el género *Periclimenes* hay mucha diversidad en cuanto al grado de especificidad del hospedero, habiendo desde especies con alta especificidad hasta especies generalistas, condición que cambia incluso de una población a otra dentro del rango de distribución de la especie. Diversos estudios de campo han demostrado que *P. ornatus* (Bruce) es una especie altamente específica en cada región donde se localiza, en aguas de la República Popular China sólo establece relación simbiótica con *E. quadricolor* (Wicksten, 1995; Guo *et al.*, 1996), en tanto que, en aguas del sureste de Japón, *P. ornatus* establece simbiosis obligatoria únicamente con la anémona *Parasicyonis maxima* (Wassilieff, 1908). Del mismo modo, *P. anthophilus* parece ser altamente específico en cada zona donde ha sido observado, reportándose en Colombia (Nizinski, 1989) y Bermudas (Levine y Blanchard, 1980) siempre asociado con *C. gigantea*, aun cuando exista una abundancia semejante de *B. annulata*, *Lebrunia danae* (Duchassaing y Michelotti, 1866) y otras especies de anémonas. Sin embargo en Santa Martha, Colombia, Criales (1984) reporta a este carídeo asociado a *B. annulata* y *C. gigantea*. Levine y Blanchard (1980) reportan que en Jamaica, *P. rathbunae* no se asocia a *C. gigantea* ni *B. annulata*, aún cuando ambas anémonas se encuentran en abundancia semejante; mientras que en el Caribe, Herrnkind *et al.*, (1976) y Mahnken (1972) reportan a *P. rathbunae* como simbiote de *B. annulata*. Nuno Simoes (com. pers.) lo registra asociado a *Stichodactyla helianthus* (Ellis, 1767) en la costa de Quintana Roo, México; y Criales (1984) lo reporta en asociación con *C. gigantea*, *B. annulata*, *L. danae* y *S. helianthus* en Santa Martha, Colombia.

Otras especies de este género son más generalista, como *P. brevicarpalis* que está asociado al menos a ocho especies de anémonas tropicales que habitan desde el Mar Rojo hasta la región central del Océano Pacífico (Guo *et al.*, 1996). Así mismo, *P. yucatanicus* y *P. pedersoni* se asocian con varias especies de diversos cnidarios, principalmente anémonas marinas (Tabla 1). Ambas especies de camarones comparten algunas especies de hospederos, cambiando únicamente en la

frecuencia de asociación con cada una de ellas. Mientras que existen reportes de que *P. yucatanicus* se asocia principalmente a *C. gigantea* (Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1996; Criales y Corredor, 1977; Stanton, 1977; Criales, 1984; Spotte *et al.*, 1991; Spotte y Bubucis, 1997; Gwaltney y Brooks, 1994; Wicksten, 1995; Campos-Salgado *et al.*, 2006) y en menor frecuencia con *B. annulata* (Chace, 1958, 1972; Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1966; Mahnken, 1972; Criales y Corredor, 1977; Criales, 1984; Spotte y Bubucis, 1997; Wicksten, 1995), *P. pedersoni* generalmente se encuentra asociado con *B. annulata* (Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1966; Mahnken, 1972; Herrnkind *et al.*, 1976; Williams, 1984; Gwaltney y Brooks, 2004; N. Simoes, com. pers.), aunque Wicksten (1995) y Spotte (1999), quienes consideran a *P. pedersoni* como una sinonimia de *P. anthophilus*, lo reportan principalmente asociado a *C. gigantea* en Cayo Largo, Florida. En la costa de Quintana Roo, se encontró a *P. pedersoni* asociado a *B. annulata* en el 99% de las observaciones, y no se encontró nunca a *P. yucatanicus* asociado a *B. annulata*, ni a *P. pedersoni* asociado a *C. gigantea*, aun cuando estuvieran a distancias no mayores a 5 metros (Campos-Salgado *et al.*, 2006). *Periclimenes yucatanicus* se distribuye en la región comprendida entre Colombia y el sureste de Florida, mientras que *P. pedersoni* se distribuye desde el este de Cape Lookat, North Carolina, la costa oeste de Florida, Bahamas, a lo largo de las West Indies, hasta Bonaire en las Antillas Holandesas y Belice (Chace, 1958, 1972; Williams, 1984).

En el Bajo de Diez, frente a la costa de Sisal, Yucatán, se han reportado *P. pedersoni* con bandas transversales rojas en las antenas (N. Simoes, com. pers) ya sea sin estar asociados, asociados a *A. pallida* (Figura 4) o a *B. annulata* aunque hay poca presencia de esta anémona en la región. La presencia de dichas bandas pudiera ser evidencia de que se trata de *P. anthophilus*, o bien, como reportan los especialistas sistemáticos (Wicksten, 1995; Spotte, 1999) un morfotipo distinto al reportado para *P. pedersoni* en el Caribe. Asimismo, a 17 m de profundidad en la costa oeste de Florida se han observado, organismos que coinciden perfectamente con las características morfológicas de *P. pedersoni*, pero que no estaban asociados a anémonas, ni limpiaban peces (Limbaugh *et al.*, 1961).

Tabla 1. Especies de hospederos del Phylum Cnidaria con las que los camarones carídeos *P. pedersoni* (Chace, 1958) y *P. yucatanicus* (Ives, 1891) se han visto asociados en distintas localidades de sus distribuciones geográficas. NR, asociación no reportada; *idem*, misma referencia (s) que para el caso de *P. pedersoni*.

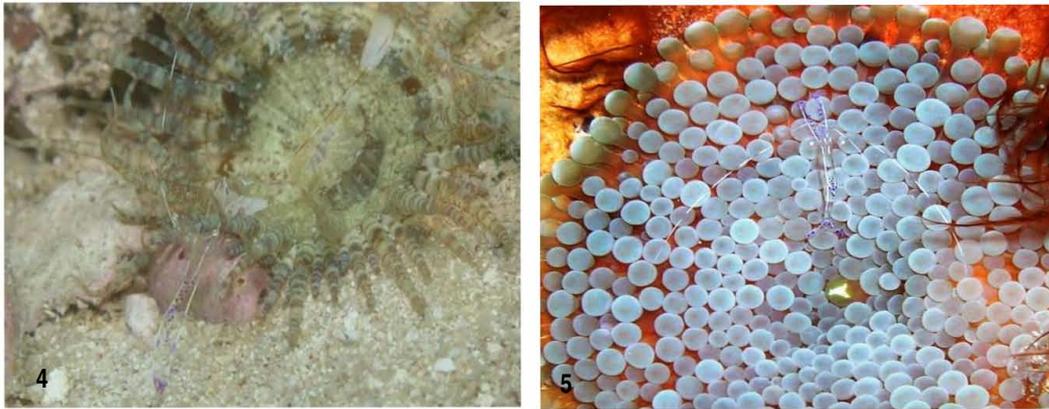
Especie hospedera	Localidad		Referencia	
	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. yucatanicus</i>	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. yucatanicus</i>
Anémonas	Bahamas	Saint Christopher	Chace (1958, 1972)	<i>idem</i>
	Bahamas; Islas Vírgenes; Oeste de Florida; British West Indies	Islas Vírgenes	Limbaugh <i>et al.</i> , (1961)	<i>idem</i>
	Islas Vírgenes	Bahamas, Islas Vírgenes y Puerto Rico	Feder (1966); Mahnken (1972)	Feder (1966)
	Grand Bahama	NR	Herrkind, <i>et al.</i> , (1976)	NR
	a) Bahía Santa Marta, Colombia.			
	b) Canal de Isla Joven, Isla de San Vicente en Antillas Menores	<i>idem</i>	a) Ciales y Corredor (1977); Ciales (1984) b) Ciales y Corredor (1977)	<i>idem</i>
	Florida Keys	NR	Mihalik (1989)	NR
	Caicos Islands, Bermuda	NR	Spotte <i>et al.</i> , (1991)	NR
	West Summerland Key, Florida	<i>idem</i>	Gwaltney y Brooks (1994)	<i>idem</i>
	Key Largo, Florida;	Bonaire, Antillas Holandesas	Wicksten (1995) ¹	Wicksten (1995)
NR	Salt River Submarine Canyon.	NR	Williams y Bunkley-Williams (2000)	
Majahual, Playa del Carmen, Tulum, Cozumel, Punta Allen, Quintana Roo México	NR	Campos-Salgado <i>et al.</i> , (2006)		
Bajo de Diez, Yucatán México	NR	N. Simoes, <i>com. pers.</i>	NR	

¹ Wicksten (1995), considera *P. pedersoni* como sinónimo de *P. anthophilus*

Continuación Tabla 1

Especie hospedera	Localidad		Referencia	
	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. yucatanicus</i>	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. yucatanicus</i>
<i>Condylactis gigantea</i> Weinland, 1891	NR	Peter Island.	NR	Chace (1958, 1972)
	NR	Islas Vírgenes	NR	Limbaugh <i>et al.</i> , (1966)
	Canal de Isla Joven, Isla de San			
	Vincente en Antillas Menores	<i>idem</i>	Criales y Corredor (1977)	<i>idem</i>
	Grand Bahama.	<i>idem</i>	Stanton (1977)	<i>idem</i>
	NR	Tektite, Islas Vírgenes	NR	Mahnken (1972)
	NR	Bahía Santa Marta, Colombia	NR	Criales (1984)
	Caicos Islands, Bermuda	Turks y Caicos Islands,	Spotte <i>et al.</i> , (1991)	<i>idem</i>
	Florida Keys	Bermuda	Mihalik (1989)	NR
	NR	Conch Key, Florida		Gwaltney y Brooks (1994)
<i>Aiptasia pallida</i> Verril, 1864	Key Largo, Florida;	<i>idem</i>	Wicksten (1995)	<i>idem</i>
	Bonaire, Antillas Holandesas			
	Canal de Isla Joven, Isla de			
	San Vicente en Antillas			
	Menores		Criales (1984)	Criales y Corredor (1977)
	Bahía Santa Marta, Colombia.			
	Bajo de Diez, Yucatán México			
	Figura 4	NR	N. Simoes, com. pers.	NR
<i>Bunodosoma granuliferum</i> Lesueur, 1817	Bahía Santa Marta, Colombia	NR	Criales (1984)	NR
	Bahía Santa Marta, Colombia		Criales y Corredor (1977);	
			Criales (1984)	
	Bahía Santa Marta, Colombia		Herrnkind (1976);	
			Stanton (1977)	
	Grand Bahama			
	Caicos Islands, Bermuda	Bahía Santa Marta, Colombia	Spotte <i>et al.</i> , (1991)	Criales (1984)
<i>Heteractis lucida</i> Duchassaing y Michelotti, 1866	Canal de Isla Joven Isla de San			
	Vincente, Antillas Menores	NR	Criales y Corredor (1977)	NR
<i>Stichodactyla helianthus</i> Ellis, 1767	NR	Long Key y Conch Key, Florida	NR	Gwaltney y Brooks (1994)
				<i>idem</i>
Medusas	<i>Cassiopeia xamachana</i> Bigelow, 1982	Bahía Santa Marta, Colombia	Criales (1984)	Criales y Corredor (1977)
		<i>idem</i>		

Continuación Tabla 1				
Especie	Localidad	Referencia		
	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. pedersoni</i>	<i>P. yucatanicus</i>	<i>P. yucatanicus</i>
Ceriantos				
<i>Cerianthus</i> sp.	Bahía Santa Marta, Colombia	Criales (1984)	NR	NR
<i>Richordea florida</i> Duchassaing y Michelotti, 1960	Arrecife Media Luna, La Parguera en Puerto Rico Arrecifes de Sian Ka'an en Quintana Roo, México. Figura 5	Williams y Bunkley-Williams (2000) Campos-Salgado <i>et al.</i> , (2006)	NR Grand Cayman; Key Largo, Florida	Wicksten (1995)
Corales				
<i>Discosoma sanctithormae</i> Duchassaing y Michelotti, 1860	Arrecife South Perry en Lee Stocking Island en Bahamas	Williams y Bunkley-Williams (2000)	a) Salt River Submarine Canyon b) Martinica c) Jamaica	a) Williams y Bunkley- Williams (1982, 2000) b) Spotte <i>et al.</i> , (1991) c) Bruckner (1993)
<i>Actinotryx</i> sp.	NR	NR	Bocas del Toro, Panamá	Ritson-Williams y Paul (2006)
<i>Antipathes pennacea</i> Pallas 1766	Bonaire, Antillas Holandesas	Spotte (1996a)	NR	NR
<i>Lima scabra</i> Shumacher, 1817	Lee Stocking Island, Bahamas	Williams y Bunkley-Williams (2000)	NR	NR
Moluscos				



Figuras (4) *P. pedersoni* entre los tentáculos de *Aiptasia pallida* en las bajas frente a la costa de Sisal, Yucatán, Mex., y **(5)** *P. pedersoni* sobre *Ricordea florida* en Sian Ka'an, Quintana Roo, Mex. Fotografías tomadas por Biol. Juan Manuel Oseguera.

Las diferencias en el grado de especificidad pueden estar mediadas por la forma de utilización del hábitat, ya que algunas especies de camarón son limpiadores de peces, que remueve los parásitos o el tejido en descomposición de diversas especies (Limbaugh *et al.*, 1961; Mahnken, 1972; Kotter, 1997; Zhang *et al.*, 1998). Los camarones que no son limpiadores de peces, como *P. ornatus*, son altamente específicos, en tanto que, los camarones limpiadores de peces como *P. yucatanicus* y *P. pedersoni* son poco específicos, y buscan posiciones favorables entre anémonas de diferentes especies para establecer estaciones de limpieza (Limbaugh *et al.*, 1961; Mahnken, 1972; Stanton, 1977; Levine y Blanchard, 1980; Williams, 1984; Nizinski, 1989).

De manera similar, existen considerables variaciones en el patrón de agregación que exhiben las especies del género *Periclimenes*, dependiendo de la especie de anémona y de camarón. Diversos autores mencionan que *P. pedersoni* frecuentemente es observado solo (Stanton, 1977), en pareja, y ocasionalmente en grupos de 5 - 6 organismos (Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1966; Mahnken, 1972). En la costa de Quintana Roo, México, y en Cayo Largo, Florida, se han encontrado hasta 13 individuos de *P. pedersoni* de diferente tamaño asociados a un único individuo anémona (Wicksten, 1995) o bien a un grupo de anémonas que comparten un mismo agujero (N. Simoes, com. pers.). Por otro lado, Mahnken (1972) en las Islas Vírgenes, reporta asociaciones de 11 a 16 *P. pedersoni* que coinciden con las estaciones de limpieza y registró agresiones considerables entre los camarones como resultado de una competencia intraespecífica por el alimento, además observó que los camarones más grandes ocupan posiciones entre los tentáculos y el disco oral de la anémona,

mientras los organismos medianos y pequeños ocupan posiciones en la periferia de la anémona o, inclusive, en la arena, próximos a ella. En condiciones de laboratorio, este autor observó el despliegue de una conducta agonista y una competencia intensa entre individuos de *P. pedersoni* por obtener una posición en la anémona cuando había la presencia de un pez que pudiera ser limpiado.

Esta condición hace pensar que *P. pedersoni* ha desarrollado un grado de especialización funcional relativamente alto, y que podría tener un papel importante en el mantenimiento del estado de salud de las poblaciones de peces que son limpiados. Asimismo, conduce a considerar que la presencia previa de otros *P. pedersoni* de tamaño similar en una anémona constituya un estímulo desfavorable para que esa anémona en particular sea elegida como hospedero por otro camarón que se aproxime. En tanto que esta hipótesis no ha sido corroborada, la posibilidad contraria, de que la presencia previa de *P. pedersoni* opere como un estímulo que favorezca la agregación de sus co-específicos, tampoco ha sido descartada.

Así como se encuentran agregaciones de varios camarones de la misma especie, existen varios ejemplos de agregaciones de camarones carídeos de diferente especie asociados a un mismo hospedero, p. e., *P. yucatanicus* y *T. amboinensis* se observan frecuentemente asociados a *C. gigantea* (Limbaugh *et al.*, 1961). *Alpheus armatus*, una especie que no es limpiadora de peces, está frecuentemente asociado a los individuos de *B. annulata* donde ocurre *P. pedersoni* (Mahnken, 1972; Herrnkind *et al.*, 1976; Knowlton y Keller, 1985; 1986). Por el contrario, en zonas arrecifales donde cohabitan *C. gigantea* y *B. annulata*, *P. yucatanicus* y *P. pedersoni*, estos camarones se asocian a ambas especies de anémonas en mayor o menor frecuencia, pero nunca coexisten en un mismo individuo hospedero (Williams y Bunkley-Williams, 1982, 2000; Wicksten, 1995; N. Simoes, com. pers.). Dado que tanto *P. pedersoni* como *P. yucatanicus* se reportan como camarones limpiadores (Limbaugh *et al.*, 1961; Feder 1966; Mahnken, 1972), con áreas de distribución geográfica que se traslapan (Chace, 1958, 1972; Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1966; Mahnken, 1972; Criales 1979, 1984; Williams y Bunkley-Williams, 1982; Williams y Bunkley-Williams, 2000), se puede pensar que al igual que en el caso de los peces anemonales constituyen un grupo monofilético (Elliott *et al.*, 1999) y que es posible que constituyan especies simpátricas, cuya historia

evolutiva deviene en una separación de nichos (especies de anémonas) para disminuir la competencia interespecífica por las mejores posiciones de alimentación en los hospederos.

Es posible que la simbiosis entre camarones carídeos y anémonas esté mediada por factores similares a los que actúan en el caso de los peces anemonales (Mariscal, 1970; Schlichter, 1976; Miyagawa, 1989; Fautin, 1991). Tal como en los peces anemonales (Nybakken, 1982), los camarones simbiontes presentan un mecanismo de aclimatación que ha evolucionado para contrarrestar los efectos de las descargas de los nematocistos presentes en los tentáculos y disco oral de las anémonas hospederas (Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992). Crawford (1992) concluyó que *P. anthophilus* continuamente secreta una sustancia protectora cuando son expuestos ante una anémona; en tanto que, Levine y Blanchard (1980) mencionan que la preferencia de los camarones anemonales por un hospedero, probablemente es debida a la inhabilidad del simbiote hospedero para adquirir el moco protector de otras especies de anémonas durante la aclimatación. En el caso de los camarones carídeos el exoesqueleto no brinda protección de los nematocistos (Levine y Blanchard, 1980), y se piensa que el moco protector es secretado y acumulado sobre la epicutícula del camarón, ya que este pierde su aclimatación contra las descargas de los nematocistos cuando ha sido desprovisto de su integumento (Crawford, 1992).

Los decápodos simbiontes asociados a macroinvertebrados marinos sésiles, viven en microhábitats bien establecidos (Baeza y Stotz, 2003), por lo que representan un modelo ideal para estudiar la preferencia por hábitat. Estos hospederos sésiles son relativamente fáciles de capturar y manipular, haciendo posible su estudio en condiciones controladas de laboratorio. Estudios previos sobre camarones simbiontes de diversas especies que habitan las comunidades tropicales someras han demostrado que en condiciones de laboratorio los individuos adultos se asocian más frecuentemente a aquellas especies hospederas con las cuales se asocian en el campo, que con otras alternativas ofrecidas experimentalmente (Duffy, 1992; Gwaltney y Brooks, 1994; Guo *et al.*, 1996; Khan *et al.*, 2003). Con base en los resultados obtenidos experimentalmente, algunos de estos autores argumentan que la base de dicha asociación es la preferencia de los camarones por una especie de anémona en particular (Guo *et al.*, 1996). Sin embargo, la asociación de los camarones en el campo, no necesariamente refleja la exhibición de una conducta preferencial, ya que la distribución de algunas especies en el medio natural puede ser el resultado de factores ecológicos

como la abundancia de hospederos y la presencia de competidores potenciales (Gwaltney y Brooks, 1994; Baeza y Stotz, 2003; Khan *et al.*, 2003), que provocan que los organismos sean excluidos de sus microhábitats preferidos, forzándolos a vivir en sitios menos preferidos (Partridge, 1978).

La asociación entre especies de camarones carídeos relativamente poco específicos (como es el caso de *P. pedersoni*) y sus anémonas hospederas observada en el medio natural puede explicarse a partir de distintos mecanismos que incluyen componentes fisiológicos, ecológicos y conductuales. La relativa especificidad en la asociación podría implicar que los camarones son capaces de distinguir a sus hospederos (Bruce, 1976a; Stevens y Anderson, 2000; Khan *et al.*, 2003) a partir de ciertas características particulares (por ejemplo, la longitud de los tentáculos; Omori *et al.*, 1994). Con base en la percepción de dichas características, los camarones podrían tomar decisiones simples (del tipo “rule of thumb” *sensu* Bouskila y Blumstein, 1992), cuyo resultado final es la selección de una anémona en particular. Aun cuando a lo largo del proceso intervengan factores ecológicos (como la abundancia relativa de anémonas de esa y de otras especies), el resultado final de observar dicha asociación dependería fundamentalmente de la preferencia, ya sea innata o adquirida, del camarón por esa especie de anémona. Una segunda explicación es que la asociación esté mediada por la cadena de eventos que constituyen el proceso de aclimatación, del tal forma que ésta ocurra por pasos a través de los cuales el camarón adquiere o no la protección contra los nematocistos. En este caso la adquisición de dicha protección es el factor determinante de la permanencia del camarón en ese hospedero, y la asociación no estaría mediada completamente por el despliegue de una preferencia por parte del camarón. Una tercera posibilidad es que teniendo la capacidad de aclimatarse a más de una especie de anémona, los camarones se asocien más frecuentemente a una especie en particular como resultado del conjunto de interacciones con otros simbiosomas de la misma o de otra especie. En este caso, tampoco se puede hablar del despliegue de una conducta preferencial, y la asociación sería el resultado de las propiedades ecológicas (como la distribución y abundancia de hospederos y camarones de la misma o de otras especies, presencia de depredadores, etc.) del sistema biológico bajo estudio.

En este contexto el término preferencia se refiere a que existe una discriminación o un comportamiento de selección activo (*sensu* Barbeau y Scheibling, 1994) sobre una o más opciones alimenticias, de hábitat o de hospedero, cuando los organismos son confrontados con diversas

alternativas, todas ellas convenientes (Liszka y Underwood, 1990; Olabarria *et al.*, 2003). La preferencia por una de las alternativas implica, por tanto, el rechazo de otras que estén igualmente disponibles (Bennett, 1993 en Olabarria *et al.*, 2002; Allainé *et al.*, 1994). Para identificar inequívocamente un proceso en el que la preferencia explique la asociación de los organismos a un hábitat, es necesario comparar lo que ocurre cuando un individuo se ve confrontado con más de una alternativa, con lo que ocurre cuando no tiene dicha alternativa. Por lo que, es imprescindible que los diseños experimentales sobre selección incluyan tratamientos control en los que los organismos sean confrontados con una situación en la que no pueden elegir (Underwood *et al.*, 2004).

A pesar de su importancia, existen pocos trabajos sobre los mecanismos de selección en los carídeos simbioses y los factores que los modulan, y la mayoría no contemplan este rigor metodológico. Destacan entre éstos el realizado por Gwaltney y Brooks (1994) quienes determinaron mediante experimentos de laboratorio, que *P. yucatanicus* y *P. pedersoni* mostraron una “preferencia significativa” por la especie de anémona de la cuál fueron colectados (*Stichodactyla helianthus* y *B. annulata*, respectivamente). Guo *et al.*, (1996) concluyeron en base a experimentos realizados en laboratorio que *P. ornatus* y *T. amboinensis* “prefieren” a la especie de anémona con la cuál se encuentran asociados en el medio natural; mientras *P. brevicarpalis* no exhibió una clara preferencia. Khan *et al.*, (2003) determinaron que *P. holthuisi* prefiere a la anémona *Stichodactyla haddoni* con la cual se asocia en el campo, sobre otra especie simpátrica, *Macroactyla dorensis*, que habitan aguas de Moreton Bay (Queensland, Australia). Por otra parte, Baeza y Stotz (2003) determinaron mediante experimentos de laboratorio que la preferencia no es el mecanismo mediante el cual, los cangrejos adultos *Allopetrolisthes spinifrons* se mantienen asociados más frecuentemente asociados a las anémonas *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia* de color verde-rojizo en el medio natural.

Mientras los resultados de los trabajos anteriores corroboran los patrones de asociación observados en el campo, ninguno de ellos permite identificar inequívocamente la preferencia de los camarones como la causal de dicha asociación. Las metodologías utilizadas por estos autores utilizan organismos que no necesariamente han sido desaclimatados a los hospederos, lo que no excluye la posibilidad de que la selección observada sea apenas resultado de la condición de asociación previa (p. e., Gwaltney y Brooks, 1994); o bien, definen la elección de una de las

alternativas con base en la conducta del camarón al inicio del proceso de aclimatación, limitando así los resultados a lo que ocurre en las primeras aproximaciones de ambos simbioses, y en consecuencia, relegando la importancia de los mecanismos fisiológicos y conductuales que se verifican en las últimas fases de dicho proceso (p.e., Khan *et al.*, 2003). En otros, se desconocen los movimientos que realiza el camarón a lo largo del tiempo que tarda en elegir al hospedero (p.e., Gwaltney y Brooks, 1994; Guo *et al.*, 1996), información crucial para comprender las bases funcionales del proceso selectivo, así como la importancia de las respuestas interactivas entre ambos simbioses en la determinación de la permanencia final en el hospedero. También, se puede crear una falta de independencia en los datos (p.e., en los experimentos donde se utilizó un laberinto en Y, Guo *et al.*, 1996), con la consecuente confusión en el análisis e interpretación de los resultados (Underwood *et al.*, 2004).

Por lo anterior existe la necesidad de realizar experimentos de selección utilizando diseños experimentales y técnicas estadísticas específicamente desarrollados para probar hipótesis sobre conducta selectiva y preferencias (ver Barbeau y Sheibling, 1994; Mascaró y Seed, 1999; Mascaró *et al.*, 2006; Underwood y Clarke, 2005) que generen resultados concluyentes, y permitan contrastar con aquéllos obtenidos por otros autores. Asimismo, sobresale la necesidad de determinar si el patrón de asociación de *P. pedersoni* con las anémonas *B. annulata* y *C. gigantea* en el medio natural responde al despliegue de una conducta selectiva activa o de preferencia, e identificar factores que influyan en el patrón de agregación de éstas especies en la costa Caribe de México. Para ello, es prioritario describir de manera detallada el mecanismo de aclimatación de los camarones a las anémonas, identificando los momentos críticos que determinan la permanencia en el hospedero. Esta información será de gran utilidad para desarrollar protocolos de cultivo exitosos, que servirán de base para la toma de decisiones en la implementación de planes de manejo y conservación de estas importantes especies arrecifales.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

Conocer aspectos de la conducta de selección de hospedero en la relación simbiote entre *Periclimenes pedersoni* Chace, 1958 (Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) en estadio adulto y dos de sus principales anémonas hospederas, *Bartholomea annulata* Duchassaing y Michelotti, 1866 (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Aiptasiidae) y *Condylactis gigantea* Weinland, 1891 (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actiniidae).

2.2 Objetivos Particulares

- a) Describir el comportamiento de *P. pedersoni* durante la aclimatación a dos especies de anémonas hospederas, y determinar el tiempo de aclimatación y desaclimatación.
- b) Determinar si *P. pedersoni* prefiere alguna de dos de sus principales anémonas hospederas.
- c) Determinar si la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* influye en la selección de la anémona hospedera.

3. HIPÓTESIS

3.1 Dada una opción entre *B. annulata* y *C. gigantea*, *P. pedersoni* prefiere a *B. annulata*, y por lo tanto, dicha preferencia explica el grado de especificidad de la asociación observada en la distribución natural de estas especies.

3.2 Dada una opción entre una anémona con la presencia previa de un camarón simbiote de tamaño similar y otra de la misma especie sin camarón, *P. pedersoni* prefiere aquella sin la presencia de otro simbiote. Dicha preferencia explica los patrones de agregación que se observan en la naturaleza, y permite considerar que *P. pedersoni* presenta rasgos de territorialidad que influyen en su conducta selectiva.

4.- MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Captura y Transporte de Animales

Los camarones carídeos *P. pedersoni* en estado juvenil tardío y adulto y las anémonas simbiotes *B. annulata* y *C. gigantea* fueron capturados en expediciones de buceo científico en la región comprendida entre Puerto Morelos y Majahual, Quintana Roo, de acuerdo a la distribución y abundancia previamente descritas para la zona (Campos-Salgado *et al.*, 2006; N. Simoes, com. pers.) Previamente fueron tramitados los permisos requeridos por la SEMARNAT a través de la CONANP y con CONAPESCA-SAGARPA en vida silvestre

Los camarones fueron capturados con la ayuda de redes de malla fina, y las anémonas cuidadosamente extraídas, procurando no dañar el pie y tratando de minimizar al máximo los daños provocados al arrecife. Los organismos fueron mantenidos individualmente en recipientes perforados (Figura 6) dentro de una tina con abundante agua de mar y aeración constante. A cada individuo se le asignó un código de observación, correspondiente a la información obtenida durante el buceo. Dicha información consistió en la descripción y conteo de los camarones asociados a cada anémona; la localización precisa en el momento de captura (sobre la anémona, en el arrecife cerca de ella, o en la arena); la especie de anémona con la que los camarones se encontraban; y las características de la agregación de carídeos de una misma especie o de diversas especies. Así se obtuvo un registro detallado y preciso de la identificación individual de cada combinación de camarón y anémona capturados. El número de organismos colectados fue determinado por las necesidades de cada experimento, así como por las mortalidades naturales de los mismos en cautiverio.



Figura 6. Captura y transporte de camarones carídeos experimentales. Fotografía tomada por Biol. Juan Manuel Oseguera.

4.2 Mantenimiento de los organismos

Al llegar al laboratorio, los camarones fueron identificados (Chace, 1972) y colocados individualmente en acuarios de fibra de vidrio de 30 x 20 x 20 cm con una capacidad de 12 l, dentro de un sistema de recirculación cerrado, especialmente diseñado para el mantenimiento y reproducción en cautiverio de camarones carídeos (diseñado por Altamira, R. G. y N. Simoes, 2005. Figura 7). En tanto, las anémonas fueron también identificadas (Fautin, 2005) y colocadas individualmente en otro sistema de recirculación en acuarios de 28 x 18 x 23 cm, para evitar el reconocimiento químico previo entre los organismos experimentales. El agua de mar natural fue mantenida a 35 ± 1 ‰, temperatura 25 ± 1 °C, mediante enfriadores, y el fotoperíodo con 12h: 12h (luz: oscuridad). Para el mantenimiento de las anémonas se utilizaron lámparas de luz de actinia de fuerte intensidad (aproximadamente de 10 000 Kelvin, lámparas DYMAX OB Lighting luminaria con dos tubos T5, blanco y azul), con la finalidad de simular las longitudes de onda en condiciones naturales. Dichas condiciones son necesarias para el adecuado mantenimiento de las zooxantelas fotosintéticas simbiotas de las anémonas. Cada tercer a quinto día se realizaron recambios parciales del agua de ambos reservorios, para mantener una concentración aproximada de amonio ($\text{NH}_4^+/\text{NH}_3^+$) en 0 mgL^{-1} ; nitratos (NO_3^-) en 5 mgL^{-1} ; nitritos (NO_2^-) en 0 mgL^{-1} ; fosfatos ($\text{PO}_4^{=}$) en 0.1 mgL^{-1} ; pH de 8.2 y carbonatos totales en 9-11^o dH, estos fueron medidos en un colorímetro Medusa Chem Tester, modelo CM 750. Para precipitar metales se agregó EDTA (1 g/ 100 L_{H2O}) posterior a los recambios parciales de agua.

Los camarones fueron alimentados tres veces al día *ad libitum* con alimento natural congelado (*Artemia* spp., oligoquetos, trozos de mejillón y larvas de camarón en estadio de mysis), mientras que las anémonas se alimentaron una vez cada tercer día, con una dieta similar.



Figura 7. Sistema de recirculación cerrado diseñado para el mantenimiento y reproducción en cautiverio de camarones carídeos. Los camarones experimentales se mantuvieron individualmente en cada acuario.

4.3 Diseño Experimental

4.3.1 Aclimatación y desaclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea*

4.3.1.1 Descripción del comportamiento y variables analizadas durante la aclimatación de *P. pedersoni* a ambas especies de anémonas hospederas

Con la finalidad de describir el comportamiento de *P. pedersoni* durante la aclimatación a dos de sus anémonas hospederas, y determinar la duración de dicho proceso, se realizaron 20 observaciones independientes para cada especie de anémona, procurando que las características morfológicas de tamaño y coloración de los individuos de cada especie fueran semejantes. Para cada observación se colocó una anémona en el extremo derecho de un acuario de 20 l de capacidad (50 cm de largo x 20 cm ancho x 20 cm alto), manteniéndola durante 1 h con aireación constante para su aclimatación al acuario. Posteriormente, se introdujo un camarón que nunca había estado en contacto con ese individuo, se retiró la aireación, y se grabaron las imágenes con la ayuda de una video-cámara digital (Handycam Sony Digital VideoCamera, Modelo DCR DVD 105). Todas las grabaciones comenzaron en el momento en que el camarón fue colocado en el acuario, y concluyeron poco después de haber iniciado la última fase de la aclimatación (ver mas adelante). Posteriormente, se revisó cada acuario por 2-5 min cada 30 min durante las siguientes 2 h (para *B. annulata*) o 12 h (para *C. gigantea*). En el caso de que los camarones no estuvieran aclimatados después de transcurridas 12 h, los acuarios eran revisados en las primeras horas de la mañana del día siguiente, es decir aproximadamente 24 h después de haber colocado a los camarones dentro de los acuarios. La habitación en la que se realizaron las observaciones se encontraba iluminada exclusivamente por las lámparas de luz de actinia.

Los acuarios fueron divididos en 5 áreas rectangulares de 10 x 20 cm. Del extremo donde se encontraba la anémona hasta el extremo opuesto del acuario; las áreas fueron identificadas mediante un intervalo de distancia y una marca del área (Figura 8): Área 1 (0-10 cm; marca: 5 cm), Área 2 (10-20 cm;

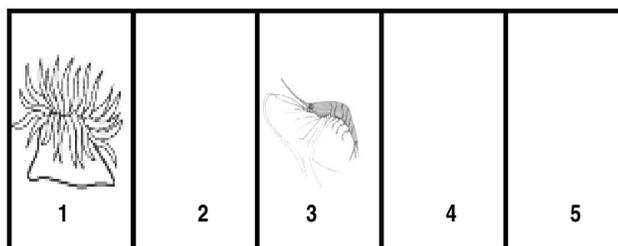


Figura 8. Esquema de la división de los acuarios en 5 áreas. El Área 1 corresponde a la zona donde fueron colocadas las anémonas y el Área 3 donde fueron colocados los camarones durante las observaciones de aclimatación.

Marca: 15cm), Área 3 (20-30 cm; marca 25 cm), Área 4 (30-40 cm; marca: 35 cm) y Área 5 (40-50 cm; marca 45 cm). Las anémonas siempre fueron colocadas inicialmente en el Área 1, mientras que los camarones lo fueron en el Área 3.

Las grabaciones fueron revisadas detalladamente con la finalidad de registrar categorías conductuales y variables cuantitativas que permitieran la identificación de diversos patrones a lo largo del proceso de aclimatación, así como los tiempos en los que éstos ocurren. Trabajos previos (Mariscal, 1970; Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992) han utilizado categorías conductuales definidas únicamente con base en las respuestas de las anémonas al contacto con el camarón, por considerarlas más consistentes que las reacciones de los camarones. En el presente trabajo las categorías y variables registradas fueron definidas tomando en cuenta tanto la respuesta de la anémona al contacto con el camarón, como la reacción del camarón a dicha respuesta. La inclusión del conjunto de las respuestas y reacciones de anémonas y camarones en las categorías conductuales permitió adjudicar un valor ordinal de intensidad a cada evento de interacción sobre la base de la conducta exhibida por ambos simbioses.

Una revisión preliminar de todas las grabaciones permitió identificar y definir tres fases consecutivas durante el proceso de aclimatación: Fase I, durante la cual ninguno de los simbioses se encuentra aclimatado al otro, y no hay contactos físicos entre ellos. Fase II, durante la cual ninguno de los simbioses se encuentra aclimatado al otro, pero hay contactos físicos entre ellos, como producto de las tentativas del camarón de aproximarse a la anémona. Fase III, durante la cual el camarón ya está aclimatado a la anémona, pero ésta continua presentando respuestas ante la presencia del camarón entre sus tentáculos. Se consideró que la aclimatación total de ambos simbioses sólo ocurre cuando la anémona deja de presentar respuesta alguna a la presencia del camarón entre sus tentáculos. Esta condición ha sido observada tanto en asociaciones mantenidas durante largo tiempo en el laboratorio como en condiciones naturales (observaciones personales; N. Simoes, com. pers.).

Las categorías conductuales definidas y variables registradas en cada fase de la aclimatación para el presente trabajo, se describen a continuación.

Fase I:

Duración (00 h 00 min 00 seg): tiempo transcurrido desde que el camarón es colocado dentro del acuario hasta el instante en que ocurre el primer contacto físico entre camarón y anémona.

Distancia promedio del camarón a la anémona (cm): media aritmética de las marcas de las áreas rectangulares del acuario cada vez que el camarón se encontraba en alguna de ellas. El número de marcas promediadas (n) correspondió al número de veces que el camarón entró en algún área del acuario, incluyendo la primera vez que fuera colocado en el Área 3.

Movimiento (M, R y P): si el camarón presentó mucho movimiento (M: nadaba y caminaba continuamente por las Áreas 2, 3, 4 y 5), regular (R: nadaba y caminaba ocasionalmente por las Áreas 2, 3, 4 y 5), o poco movimiento (P: permanece relativamente estático en alguna de las Áreas 2, 3, 4 o 5).

Conducta de limpieza (“grooming behavior”): descripción de la conducta que exhibe el camarón mediante el movimiento de diversos apéndices hacia las partes bucales. La terminología de los apéndices del camarón usada para la descripción está basada en los términos anatómicos de los camarones carídeos (Bauer, 2004) que se muestran en la Figura 9. Es importante señalar que ésta misma terminología fue usada para la descripción del comportamiento a lo largo de cada una de las fases de aclimatación, así como para la descripción de las variables medidas.

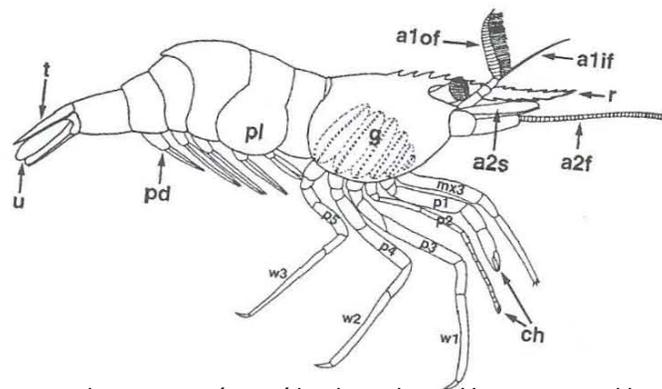


Figura 9. Anatomía externa de un camarón carídeo basado en *Heptacarpus sithensis*. a1if, flagelo interno de la anténula; a1of, flagelo externo de la anténula; a2f, flagelo de la antena; ch, quela y el final del quelípodo; g, branquias; mx3, tercer maxilípodo; p1-p5, pereiópodos; pd, pleópodos; pl, pleuron abdominal; r, rostrum; t, telson; u, urópodos en conjunto = cola; w1-w3, patas caminadoras. (Bauer, 2004).

Fase II:

Duración (00 h 00 min 00 seg): tiempo transcurrido desde el primer contacto físico entre camarón y anémona hasta el momento en que el camarón se encuentra de manera permanente a una distancia no mayor al doble de la longitud total de su cuerpo con respecto a la porción distal de los tentáculos de la anémona, y se presenta la última interacción anémona-camarón de muy alta o alta intensidad (Tabla 4).

Número de contactos: número total de contactos físicos entre camarón y anémona.

Tipos de contactos: se definieron seis diferentes tipos de contacto dependiendo de las partes del cuerpo del camarón con las que ocurría el contacto con la anémona (Tabla 2).

Categorías de respuesta de la anémona: se definieron seis diferentes categorías de respuesta de la anémona con base en los movimientos y contracciones tentaculares que presentaban ante el contacto con el camarón. Dichas categorías fueron ordenadas de menor a mayor intensidad con base en lo propuesto por Mariscal (1970), Levine y Blanchard (1980) y Crawford (1992) (Tabla 3).

Tabla 2. Clasificación nominal de los distintos tipos de contactos de los camarones *P. pedersoni* con las anémonas *B. annulata* y *C. gigantea*, definidas de acuerdo a la parte del cuerpo del camarón que entraba en contacto físico con la anémona, durante los experimentos de aclimatación.

Tipo de Contacto	Clave
Antenas y anténulas	1
Quelas	2
Pereiópodos	3
Abdomen	4
Cola (telson y urópodos)	5
Diversas partes del cuerpo	6

Tabla 3. Clasificación ordinal de los tipos de respuesta presentadas por las anémonas *B. annulata* y *C. gigantea* al entrar en contacto físico con los camarones *P. pedersoni* durante los experimentos de aclimatación. Los números representan un orden de menor a mayor intensidad de respuesta de acuerdo con los movimientos y contracciones tentaculares de las anémonas.

Tipo de Respuesta de la Anémona	Clave
Ninguna	1
Movimiento tentacular	2
Ligera contracción tentacular	3
Adherencia tentacular	4
Fuerte contracción tentacular	5
Enrizamiento tentacular ²	6

² Debido a que los tentáculos de *C. gigantea* son globulosos y más cortos que los de *B. annulata*, éstos no se pueden enrizar, por lo que no existe la categoría 6 de respuesta en *C. gigantea*.

Categorías de interacción anémona-camarón: se definieron cuatro diferentes categorías de interacciones anémona-camarón (Tabla 4) considerando la combinación de las diferentes respuestas de las anémonas al contacto con el camarón, y las diferentes reacciones del camarón a dichas respuestas.

Conducta de limpieza (“grooming behaviour”): se describió detalladamente la conducta de limpieza que exhibieron los camarones, se registraron el movimiento de las anténulas, la porción del cuerpo del camarón que entró en contacto con la anémona, la orientación del cuerpo.

Tabla 4. Clasificación ordinal de los distintos tipos de interacción anémona-camarón presentadas por anémonas *B. annulata* ó *C. gigantea* y *P. pedersoni* durante los experimentos de aclimatación. Las categorías de interacción fueron definidas de acuerdo con las características de las respuestas de las anémonas y las reacciones de los camarones a dichas respuestas. * indica que presumiblemente hubo una descarga de nematocistos por parte de la anémona, aunque ésta no es detectable a simple vista.

Categoría de interacción anémona-camarón	Clave	Respuesta de <i>B. annulata</i> y <i>C. gigantea</i>	Reacciones de <i>P. pedersoni</i>
Baja Intensidad	1	Ninguna Movimiento Tentacular Ligera Contracción Tentacular	Ninguna
Regular Intensidad	2	Ninguna/ quemadura* Movimiento Tentacular Ligera Contracción Tentacular Adherencia tentacular	Sacudida Leve
Alta Intensidad	3	Ninguna/ quemadura* Movimiento Tentacular Ligera Contracción Tentacular Adherencia tentacular Fuerte Contracción Tentacular Enrizamiento Tentacular ² /Respuesta de captura	Sacudida Fuerte Intento de Escape
Muy Alta Intensidad	4	Ninguna/ quemadura* Enrizamiento Tentacular /Respuesta de captura	Sacudida Fuerte Intento de Escape

Fase III

Duración (00 h 00 min 00 seg): tiempo transcurrido desde que el momento en que el camarón se encuentra de manera permanente a una distancia no mayor al doble de la longitud total de su cuerpo con respecto a la porción distal de los tentáculos de la

anémoma, y se presenta la última interacción anémoma-camarón de alta o muy alta intensidad hasta el momento en que sólo se presentan interacciones de intensidad baja o algunas veces ocasionalmente ($> 0\%$ y $< 50\%$ de las interacciones), regular.

Durante las revisiones posteriores al cese de filmación, únicamente se registró la posición del camarón en el acuario, en particular con respecto a la anémoma, y la frecuencia de ocurrencia de respuestas de la anémoma ante el contacto con el camarón.

La duración de las fases, distancia del camarón a la anémoma y el número de contactos fueron registrados, en todas las observaciones donde se presentó la aclimatación. Los tipos de contacto, las categorías de respuesta de la anémoma y de interacción anémoma-camarón fueron representadas como la frecuencia numérica media ($\% \bar{N}_i$) calculada como:

$$\% \bar{N}_i = \left(\frac{\sum_{j=1}^n N_{ij}}{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^n N_{ij}} \right) \times 100$$

Donde N_{ij} es el número de respuestas de cada categoría conductual i en la j_{th} observación, k es el número de categorías conductuales observadas, y n es el número de camarones observados.

4.3.1.2 Desaclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea*

Con el objetivo de verificar el período de tiempo en el que *P. pedersoni* deja de estar aclimatado a una anémoma, se separaron los camarones aclimatados (aquéllos que habían estado al menos 24 h aclimatados a un hospedero) de sus respectivas anémonas durante 15 días, colocándolos en acuarios dentro de un sistema de recirculación independiente. Tras este lapso de tiempo, se regresó el camarón a la anémoma de la cual provenía, y se registraron las interacciones anémoma -camarón tras los primeros contactos. Si no se presentaba ninguna interacción de muy alta o alta intensidad, se consideraban como camarones todavía aclimatados a ese individuo; si, por el contrario, se presentaba por lo menos una interacción de alta o muy alta intensidad, entonces se consideraban camarones desaclimatados. Tras el registro de cada evento, todos los camarones y las anémonas fueron separados y regresados a sus acuarios inmediatamente. Se realizaron 20 observaciones independientes con camarones aclimatados a *B. annulata* y 7 observaciones

independientes con camarones aclimatados a *C. gigantea* (fueron el número de camarones que lograron aclimatarse a lo largo de todas las observaciones de aclimatación y experimentos de selección de anémona a *C. gigantea*).

4.3.2. Selección de especie de anémona hospedera

Para determinar si el patrón de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* observado en el campo se debe a la conducta selectiva de preferencia, se realizó un experimento de laboratorio (Experimento 1) con los siguientes tratamientos (Tabla 5):

a. Tratamientos sin opción (SO): donde camarones en estadio de desarrollo juvenil tardío y adulto fueron presentados individualmente ante dos individuos de la misma especie de anémona, *B. annulata* o *C. gigantea* por separado.

b. Tratamiento con opción (CO): Donde los camarones en estadio de desarrollo juvenil tardío y adulto fueron presentados individualmente ante un individuo de cada especie de anémonas *B. annulata* y *C. gigantea*, simultáneamente.

Se realizaron un total de 20 repeticiones para cada uno de los tratamientos, procurando que todas fueron realizadas durante el mismo periodo del día (10:00 – 17:00 h) y con camarones en condiciones fisiológicas (estado de muda y reproducción) similares. Para asegurar independencia entre muestras y tratamientos ningún camarón fue utilizado dos veces durante cada experimento. Para asegurar la ausencia del efecto de la experiencia previa con algún hospedero, se utilizaron camarones y anémonas provenientes de distintas localidades.

Ambos tipos de tratamientos se llevaron a cabo en los acuarios descritos anteriormente en los cuales se colocaron los individuos de la especie de anémona correspondiente en cada extremo del acuario, manteniéndolos con aireación constante. Después de 30 min, fue colocado un camarón en el centro del sistema y se retiró la aireación. Después de 7 h (tiempo máximo menor en que se registró la aclimatación de un camarón a una anémona durante los experimentos de aclimatación; véanse Resultados) se registró la anémona que el camarón había seleccionado. Se consideró un evento de selección de anémona cuando había ocurrido el proceso de aclimatación, definido como el momento cuando un camarón permanece sobre, entre o debajo de los tentáculos (disco basal) de las anémonas, o bien, a una distancia menor a 3 cm de la porción distal de los tentáculos durante por lo menos una hora. Los criterios de localización y permanencia de los camarones fueron

definidos con base en trabajos realizados por Stanton (1977) y Mahnken (1972), así como en las observaciones obtenidas de los experimentos de aclimatación en el presente trabajo. Los camarones que no eligieron a ninguna de las anémonas presentadas, se registraron como individuos que no seleccionaron, y se incluyeron en el análisis estadístico.

Tabla 5. Tratamientos en los que camarones *P. pedersoni* fueron presentados con anémonas *B. annulata* y *C. gigantea* en distintas combinaciones durante el experimento de selección de especie de anémona hospedera (Experimento 1). SO (sin opción): dos anémonas de la misma especie; CO (con opción): dos anémonas de diferente especie.

Tratamientos SO	Tratamiento CO
<i>P. pedersoni</i> + (<i>B. annulata</i> vs <i>B. annulata</i>)	<i>P. pedersoni</i> + (<i>B. annulata</i> vs <i>C. gigantea</i>)
<i>P. pedersoni</i> + (<i>C. gigantea</i> vs. <i>C. gigantea</i>)	

Para comprobar la preferencia de *P. pedersoni* por *B. annulata* (Hipótesis 1) era necesario que la diferencia en las frecuencias de encontrar camarones en *B. annulata* y *C. gigantea* en el tratamiento CO fuese mayor que dicha diferencia en los tratamientos SO. Esto también puede ser expresado como:

$$H1_{\text{exp}}: \frac{q_{1t}}{p_{1t}} > \frac{q_{2t}}{p_{2t}}$$

donde p_{1t} y p_{2t} son la proporción de camarones encontrados con una *B. annulata* y una *C. gigantea* en el tratamiento SO, respectivamente, y q_{1t} y q_{2t} son la proporción de camarones encontrados con *B. annulata* y *C. gigantea* en el tratamiento CO, respectivamente. La formulación de una hipótesis experimental en este sentido define la hipótesis nula como:

$$H1_0: \frac{q_{1t}}{p_{1t}} = \frac{q_{2t}}{p_{2t}}$$

4.3.3. Efecto de la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* sobre la selección de anémonas hospederas.

Con el objetivo de determinar si existe un efecto de la territorialidad sobre la selección de especie de anémona hospedera se realizó un experimento (Experimento 2; Tabla 6) de selección (con tratamientos SO y CO) con *B. annulata*. En este caso la opción estuvo dada por la presencia o ausencia de otro *P. pedersoni* de tamaño similar previamente aclimatado a cada anémona individual.

Los tratamientos SO consistieron en colocar un camarón con dos *B. annulata* que tenían presente un camarón previamente aclimatado; y en colocar un camarón con dos *B. annulata*, ambas sin camarón. En el tratamiento CO se colocó un camarón con dos *B. annulata*, una con un camarón previamente aclimatado y otra sin él. Se registró el número de veces que el camarón seleccionó una anémona, utilizando los criterios de selección definidos anteriormente. Los camarones que no eligieron a ninguna de las anémonas presentadas, se registraron como individuos que no seleccionaron, y se incluyeron en el análisis estadístico. Se realizaron un total de 20 repeticiones para cada uno de los tratamientos, procurando que todas fueran durante el mismo periodo del día (10:00 – 17:00 horas) y con camarones en condiciones fisiológicas (estado de muda y reproducción) similares. Para asegurar independencia entre muestras y tratamientos, ningún camarón fue utilizado dos veces durante el experimento. Asimismo, se aseguró que todos los camarones experimentales estuvieran desaclimatados a las anémonas en el momento de realizar las observaciones.

Para comprobar la preferencia de *P. pedersoni* por anémonas sin camarón (Hipótesis 2) era necesario que la diferencia en las frecuencias de encontrar camarones en anémonas con y sin simbiote previo en el tratamiento CO fuese mayor que dicha diferencia en los tratamientos SO. Esto también puede ser expresado como:

$$H2_{\text{exp}}: \frac{q_1}{p_1} < \frac{q_2}{p_2}$$

donde p_1 y p_2 son la proporción de camarones encontrados en anémonas con y sin un simbiote previo en el tratamiento SO, respectivamente, y q_1 y q_2 son la proporción de camarones encontrados en anémonas con y sin un simbiote previo en el tratamiento CO, respectivamente.

Tabla 6. Tratamientos en los que camarones *P. pedersoni* fueron presentados con anémonas *B. annulata* con y sin un camarón simbiote previo en distintas combinaciones durante el experimento sobre el efecto de la territorialidad en la selección de anémona hospedera (Experimento 2). SO (sin opción): dos anémonas con la misma condición; CO (con opción): dos anémonas con diferente condición; C/cam: con un *P. pedersoni* previamente aclimatado; S/cam: sin un *P. pedersoni* previamente aclimatado.

Tratamientos SO	Tratamiento CO
<i>P. pedersoni</i> + (<i>B. annulata</i> C/cam vs <i>B. annulata</i> C/cam)	<i>P. pedersoni</i> + (<i>B. annulata</i> C/cam vs <i>B. annulata</i> S/cam)
<i>P. pedersoni</i> + (<i>B. annulata</i> S/cam vs <i>B. annulata</i> S/cam)	

4.4 Análisis Estadístico

Con la finalidad de comprobar las hipótesis experimentales, los datos fueron analizados con tablas de contingencia y χ^2 (Zar, 1984), siguiendo lo propuesto por Underwood y Clarke (2005), en donde se estiman las frecuencias esperadas mediante el método de máxima verosimilitud, y se utiliza un diseño asimétrico en la tabla de contingencia (Tabla 7). Dicho método asegura operar estadísticamente en un valor de alfa cercano al estipulado (0.05), y mantiene la probabilidad de cometer un error tipo I hasta dicho valor.

Tabla 7. Tabla de contingencia asimétrica para el análisis estadístico de los resultados de los experimentos de selección de *P. pedersoni* por sus anémonas hospederas. Tratamientos sin opción: SO1, dos *B. annulata* (Experimento 1) y dos *B. annulata* con simbiote previo (Experimento 2); SO2, dos *C. gigantea* (Experimento 1) y dos *B. annulata* sin simbiote previo (Experimento 2); m_1 , m_2 son el número de camarones que se asociaron a la alternativa 1 y 2, respectivamente; y M_1 y M_2 son el número total de camarones utilizados en cada tratamiento, respectivamente. Tratamiento con opción: CO, una *B. annulata* + una *C. gigantea* (Experimento 1) y una *B. annulata* con simbiote previo + una *B. annulata* sin simbiote previo (Experimento 2); n_1 , n_2 son el número de camarones que se asociaron a la alternativa 1 y 2, respectivamente; ----, no hay camarones asociados porque no hay alternativa; y N es el número total de camarones utilizados en este tratamiento.

	Alternativa 1	Alternativa 2	No se asociaron	Total
SO Alternativa 1	m_1	----	$1-m_1$	M_1
SO Alternativa 2	----	m_2	$1-m_2$	M_2
CO	n_1	n_2	$1-n_1-n_2$	N

La verosimilitud de obtener los valores estimados de las frecuencias de camarones en las anémonas es:

$$L(p_1, p_2, \theta | m_1, m_2, n_1, n_2) \propto p_1^{m_1} p_2^{m_2} \\ \times (1-p_1-p_2)^{(M-m_1-m_2)} (\theta p_1)^{n_1} (\theta p_2)^{n_2} \\ \times (1-\theta p_1-\theta p_2)^{(N-n_1-n_2)}$$

donde L es la verosimilitud, p_1 , p_2 y θ son parámetros desconocidos, y m , n , M y N corresponden a las frecuencias observadas durante los tratamientos con y sin opción (Tabla 7). Después de obtener logaritmos, diferenciar y resolver las diferenciales igualando a cero, resultan ecuaciones de máxima verosimilitud, a partir de las cuales es posible derivar el estimado del parámetro \hat{p}_1 :

$$a\hat{p}_1^3 + b\hat{p}_1^2 + c\hat{p}_1 + d = 0$$

donde,

$$a = (M_1 + M_2)(M_1 - n_2)$$

$$b = m_1n_2 + m_2n_1 + M_1(M_1 - M_2) + M_1(n_1 + n_2 + m_2 - 2m_1) + M_2(2n_2 - m_1)$$

$$c = -(m_1n_1 + m_1n_2 + 2m_2n_1 + m_1m_2 - m_1^2 + M_1(2m_1 + m_2 + n_1) + M_2(n_2 - m_1))$$

$$d = (m_1 + m_2)(m_1 + n_1)$$

y que puede resolverse a partir de $\hat{p}_{1(0)} = m_1 / M_1$ como el valor inicial, utilizando

$$\hat{p}_{1(i)} = \hat{p}_{1(i-1)} - (a(\hat{p}_{1(i-1)}^3) + b(\hat{p}_{1(i-1)}^2) + c(\hat{p}_{1(i-1)}) + d) / (3a(\hat{p}_{1(i-1)}^2) + 2b(\hat{p}_{1(i-1)}) + c)$$

donde, \hat{p}_1 es el estimado de la proporción o frecuencia de anémonas del tipo 1 que resultan elegidas cuando no hay otra alternativa, así mismo, se define como el estimado de p_1 de la ecuación de verosimilitud. a, b, c y d son los coeficientes de la solución de la ecuación de tercer grado resultantes de igualar las diferenciales a cero para resolverlas.

Los otros parámetros pueden estimarse como:

$$\hat{p}_2 = \frac{m_1 - M_1\hat{p}_1 + m_2(1 - \hat{p}_1)}{m_1 - M_1\hat{p}_1 + M_2(1 - \hat{p}_1)}$$

$$\hat{\theta} = \frac{\hat{p}_1(n_1 + n_2)}{\hat{p}_1(\hat{p}_1 + \hat{p}_2)N}$$

y a partir de éstos, estimar

$$\hat{q}_1 = \hat{p}_1\hat{\theta}$$

$$\hat{q}_2 = \hat{p}_2\hat{\theta}$$

Dado que en los tratamientos sin opción, las dos alternativas son iguales, se sumaron las frecuencias de selección de ambas alternativas (anémona del lado izquierda + anémona del lado derecho) para ser incluidas en el modelo estadístico. El análisis estadístico se aplicó a los resultados obtenidos con cada especie de anémona por separado.

Una vez calculadas las frecuencias esperadas, se obtuvo el estadístico X^2 con ν grados de libertad como (número de celdas en la fila 1 - 1) (Tabla 7) + (número de celdas en la fila 2 - 1) + (número de celdas en la fila 3 - 1) - número de parámetros estimados bajo la H_0 . Dado que se estimaron 3 parámetros (p_1 , p_2 y θ), este último término es 3, y $\nu = 1$ en ambos casos.

5. RESULTADOS

5.1 Aclimatación y desaclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea*

5.1.1 Descripción del comportamiento y análisis de las variables registradas durante la aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata*

El 80% (16/20 camarones) de *P. pedersoni* observados lograron aclimatarse a sus respectivas anémonas *B. annulata* en un periodo entre 4 y 24 h. El 20% restante no se aclimataron, y sólo ocasionalmente alcanzaron a presentar rasgos conductuales correspondientes a la Fase I. La longitud total media (\pm error estándar) de los *P. pedersoni* usados en estos experimentos fue de 2.19 ± 0.02 cm.

Fase I:

La duración media de la Fase I de aclimatación de *P. pedersoni* con *B. annulata* ($n=16$) fue de 47 min 05 seg \pm 11 min 07 seg, y constituyó el tiempo promedio para que ocurriera el primer contacto físico entre el camarón y la anémona. Las duraciones mínimas y máximas observadas fueron de 02 min 45 seg y 1h 53 min 34 seg, respectivamente. La duración de la Fase I presentó una variación considerable, con un coeficiente de variación de 82%, con valores mayores a 1h y menores a 10 min siendo los que mas contribuyeron a dicha variación.

Cuando los camarones eran colocados dentro del acuario, el 12.5% de ellos nadaron y/o caminaron directamente hacia la anémona, acercándose a ésta a una distancia no mayor a 10 cm (Área 1), y así, provocando movimiento de los tentáculos de la misma. Sin embargo, el 87.5% presentaron un patrón de posiciones con respecto a la anémona relativamente similar, permaneciendo alejados de la anémona, ya fuera nadando y/o caminando a través de las Áreas 2, 3, 4 y 5 del acuario, o bien, estáticos, lo cual no provocaba movimiento tentacular visible de la anémona. Durante esta fase, por lo tanto, sólo la presencia de los camarones en el Área 1 provocó una respuesta de movimiento tentacular. La distancia promedio de los camarones a la anémona fue de 22.49 ± 1.25 cm, con un coeficiente de variación del 19%. El 50% de los camarones presentaron mucho movimiento, el 33% de los camarones presentaron movimiento regular, y el 17% presentaron poco movimiento y permanecieron relativamente estáticos en el Área 3.

Mientras el camarón nadaba o caminaba, aun cuando su movimiento fuese poco perceptible, se observó una conducta exploratoria en la que el camarón utilizaba las antenas y anténulas sobre el fondo y paredes del acuario. Dicha conducta consistió en mantener éstos apéndices en un movimiento constante y recurrente hacia delante, hacia atrás y hacia los lados.

Además de la conducta exploratoria, en esta fase los camarones presentaron la conducta de limpieza ("grooming behaviour") únicamente con las antenas y anténulas. Para la limpieza de las antenas, los camarones movían una de ellas hacia abajo y hacia adelante, sujetándola y jalándola desde la base hasta la punta con el primer pereiópodo del lado correspondiente. Alternadamente, los camarones realizaban la limpieza de las anténulas, para lo cual, movían una de ellas hacia abajo y hacia delante, para sujetarla y jalarla hacia arriba desde la base hasta la punta con el tercer maxilípodo del lado correspondiente. La limpieza de la antena y anténula de un mismo lado se hacía de forma alternada, para después limpiar los apéndices del lado opuesto.

La sola presencia de los camarones en el acuario, aun sin haber contacto físico con la anémona, provocaba frecuentemente la liberación de moco por parte de esta última. La mayoría de las veces los camarones tomaban el moco suspendido en el agua y se lo llevaban a las partes bucales, aparentemente ingiriéndolo. Sólo en dos ocasiones (12.5%), el contacto con el moco provocó una fuerte sacudida de los camarones al entrar en contacto físico con él.

Fase II

La fase II del proceso de aclimatación en todos los casos (n=16) comenzó con el acercamiento de los camarones a la proximidad de la anémona (Área 1), estableciendo el primer contacto físico siempre con las antenas o anténulas. Esta fase tuvo una duración media de 2 h 02 min 40 seg \pm 19 min 29 seg. La duración mínima y máxima fue de 1 h 8 min 41 seg y 02 h 59 min 48 seg, respectivamente. El coeficiente de variación de la duración de la Fase II fue de 36%, variación considerablemente menor a la observada en la Fase I.

Los camarones contactaron físicamente a la anémona un promedio de 82.8 ± 11.8 veces. El número de contactos máximo fue de 108 y el mínimo 46 contactos, con una variación equivalente a 26%, indicando relativa constancia en el número de contactos ocurridos durante esta fase.

El tipo de contacto más frecuente de *P. pedersoni* con *B. annulata* durante esta fase fue el contacto con las antenas y anténulas con una frecuencia media de 47.3% (Figura 10). Sin embargo, a pesar del alto número de contactos con estos apéndices, a diferencia de la conducta de limpieza que realizaban los camarones en la Fase I, en esta segunda fase, los camarones desplegaron la conducta de limpieza del pereiópodo con el tercer maxilípodo del lado correspondiente.

A medida que los camarones contactaban a la anémona con otras partes del cuerpo, iniciaban la limpieza de estas partes, por ejemplo, del telson y los urópodos. Los camarones también limpiaban el primer par de patas caminadoras con el primer par de quelípedos, los ojos y la parte ventral del abdomen, esta última con menor frecuencia dado que fue el tipo de contacto menos frecuente (3.4%, Figura 10). Los ojos y el vientre abdominal eran limpiados con ambos quelípedos, en tanto que la primera pata caminadora izquierda era limpiada con el primer quelípodo derecho, y viceversa. Asimismo, los camarones limpiaban la cola utilizando toda la extensión del quinto pereiópodo (que en el extremo tiene a la tercera y última pata caminadora). Para ello, los camarones flexionaban el abdomen hacia delante, y cepillaban tanto el telson como el par de urópodos (Figura 11).

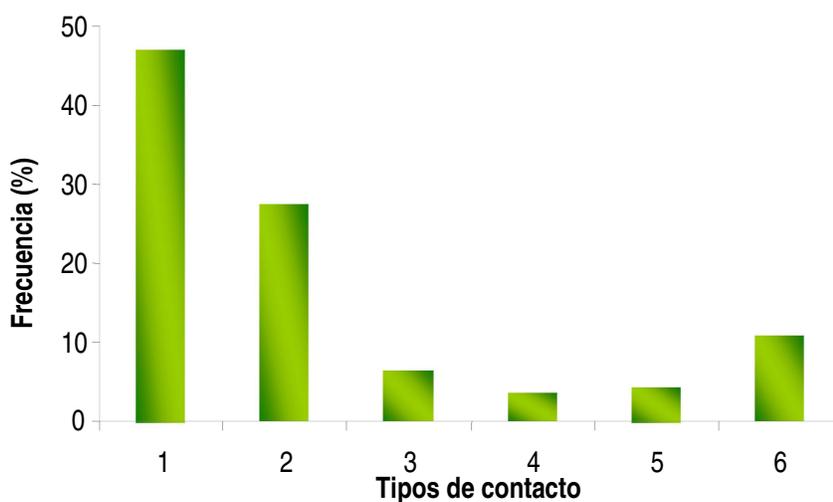


Figura 10. Frecuencia (%) del tipo de contactos realizados por *P. pedersoni* durante la Fase II de aclimatación a la anémona *B. annulata*, de acuerdo con la parte del cuerpo del camarón que entraba en contacto físico con la anémona: 1, antenas y anténulas; 2, quelas; 3, pereiópodos; 4, abdomen; 5, cola y 6, diversas partes del cuerpo.



Figura 11. Conducta de limpieza (“grooming behaviour”) de los urópodos y telson en *P. pedersoni* durante la Fase II de aclimatación a la anémona *B. annulata* en el laboratorio.

En los primeros contactos de los camarones con la anémona, éstos eran frecuentemente empujados o sacudidos fuertemente hacia atrás, sugiriendo una fuerte descarga de nematocistos. Esto fue registrado como una quemadura, a pesar de no poder determinar dónde y cómo había sido quemado el camarón. Muchas veces la quemadura de la anémona era tan fuerte que los camarones eran empujados más allá de la porción distal de los tentáculos de la anémona. Durante estos primeros contactos, algún apéndice del camarón (casi siempre, las antenas y anténulas) era frecuentemente envuelto por los tentáculos contactados mediante un enrizamiento tentacular. En estos casos, los camarones se retraían con vehemencia, intentando escapar de la sujeción. Lo hacían de manera insistente hasta que la anémona eventualmente los liberaba, y los camarones nadaban fuera de la cercanía de los tentáculos. Esto constituyó una respuesta de escape fácilmente identificable.

La categoría de ninguna respuesta de la anémona *B. annulata* ante los contactos con *P. pedersoni* obtuvo la mayor frecuencia media (25.8%; Figura 12), seguida de la fuerte contracción tentacular con una frecuencia media de 22.3%. Las categorías de mayor intensidad de respuesta de la anémona (fuerte contracción tentacular y enrizamiento tentacular) sumaron un total de 33.2 %.

La intensidad en la interacción anémona-camarón fue distinta a lo largo del proceso de aclimatación. De las cuatro diferentes categorías de interacción anémona-camarón, la de baja intensidad se presentó con la mayor frecuencia media (42.9%; Figura 13), seguida de la interacción de alta intensidad (32.1%). Las interacciones de muy alta y alta intensidad constituyeron aproximadamente la mitad de las interacciones observadas en esta fase (50.4%). A medida que el proceso de aclimatación avanzaba en el tiempo, la anémona respondía con cada vez menor

intensidad a los contactos con el camarón: las anémonas presentaban ligera contracción tentacular, adherencia tentacular y movimiento tentacular. Correspondientemente, los camarones reaccionaban con cada vez menor intensidad a las respuestas de la anémona tras el contacto: los camarones presentaban sacudidas leves (registradas como quemaduras), o bien, aun cuando hubiera enrizamiento tentacular, los camarones no desplegaban retracción e intentos de escape.

Este comportamiento se presentó en forma de ciclos, al principio de cada ciclo los camarones exploraban una zona particular de la anémona generándose más frecuentemente interacciones de muy alta y alta intensidad mientras que, al aumentar el número de contactos, la intensidad de la interacción disminuía y finalizaba el ciclo. Sin embargo, después de cierto tiempo, los camarones comenzaban a explorar una nueva zona de la anémona, en donde los contactos provocaban nuevamente respuestas de relativamente alta intensidad. Generalmente los camarones llegaban a explorar hasta tres zonas de la anémona durante la Fase II. Dentro de cada ciclo, y en la medida en que los contactos provocaban interacciones cada vez menos intensas, la frecuencia de los contactos de los camarones con las antenas y anténulas disminuyeron, en tanto que aumentaron aquellos establecidos con quelas y quelípedos. En este caso, los camarones generalmente tomaban parte del moco secretado por la anémona y se lo llevaban a las partes bucales, o bien, lo untaban en los ojos y la parte ventral del abdomen. Este comportamiento fue desplegado por todos los camarones en casi todos los ciclos dentro de la Fase II.

La posición de los camarones tras los primeros contactos fue generalmente en el Área 1, manteniendo la cercanía y la posibilidad de contactos frecuentes con la anémona. Los camarones prácticamente no nadaban ni caminaban a lo largo del acuario, y sólo en un caso, tras una fuerte sacudida, el camarón nadó hasta el Área 3. Que los camarones se mantuvieran en las proximidades de la anémona y no entre sus tentáculos, estuvo relacionado principalmente con respuestas intensas de la anémona ante los contactos, como por ejemplo, fuerte contracción y enrizamiento tentacular (en conjunto sumaron el 33.2% de las respuestas de la anémona). A medida que avanzaba el proceso de aclimatación, los movimientos de los camarones, inclusive dentro del Área 1, disminuyeron, puesto que el camarón permanecía sobre o entre los tentáculos. Esto le permitía establecer contactos más prolongados con la anémona, a los cuales ésta respondía con cada vez menor intensidad.

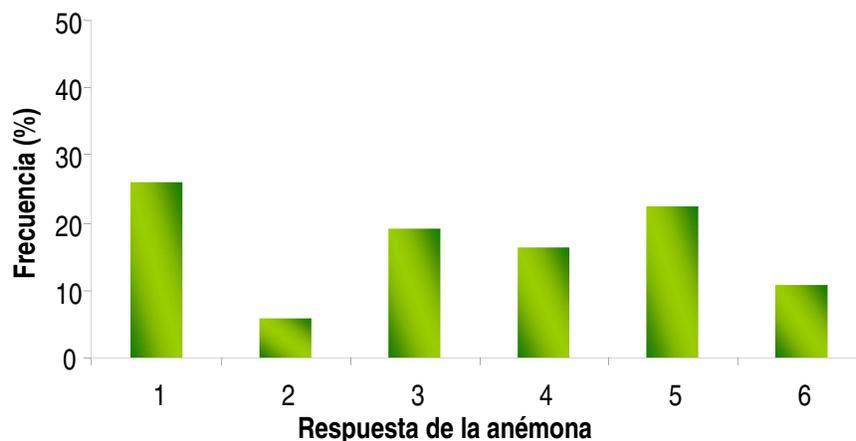


Figura 12. Frecuencia (%) del tipo de respuesta de la anémoma *B. annulata* ante el contacto de *P. pedersoni* durante la Fase II de aclimatación. De menor a mayor intensidad: 1. Ninguna respuesta; 2. Movimiento de los tentáculos; 3. Ligera Contracción Tentacular; 4. Adherencia de los tentáculos a un apéndice del camarón; 5. Fuerte Contracción Tentacular; y 6, Enrizamiento tentacular o Intento de captura.

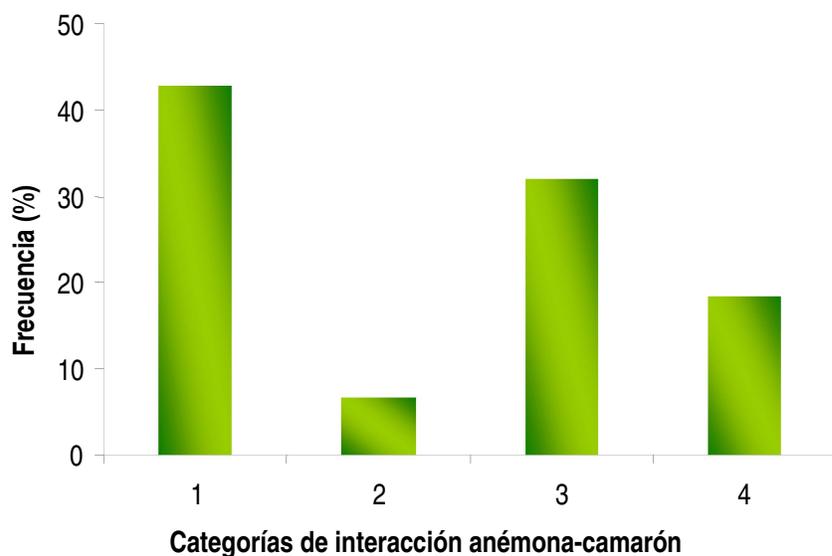


Figura 13. Frecuencia (%) del tipo de interacción anémoma-camarón presentada por *P. pedersoni* y *B. annulata* durante la Fase II de aclimatación. Categorías: 1, Baja Intensidad; 2, Regular Intensidad; 3, Alta Intensidad; y 4, Muy Alta Intensidad. Las categorías fueron definidas en términos de la respuesta de la anémoma ante el contacto con el camarón, y la reacción de éste ante dicha respuesta (ver Tabla 4).

Fase III

La duración media de esta fase fue de 40 min 36 seg \pm 19 min 14 seg, en tanto que la duración máxima y mínima fueron de 14 min 53 seg y 1 h 57 min 14 seg, respectivamente.

El inicio de la Fase III en todos los camarones (n=16) se caracterizó por la posición permanente de proximidad del camarón a la porción distal de los tentáculos de la anémona, es decir, a una distancia no mayor que el doble de la longitud de su cuerpo. Los camarones establecieron un contacto permanente con la anémona, de tal manera que no era posible (a no ser en la parte inicial de la Fase III) distinguir individualmente cada contacto. El tipo de contacto más frecuente fue el contacto con las quelas y quelípedos (32.5%; Figura 14), en tanto que el tipo de contacto menos frecuente fue realizado con el abdomen (6.5%). Como respuesta a el contacto permanente, la anémona sólo respondía con contracciones ligeras y movimiento tentacular, y nunca con fuertes contracciones o enrizamiento tentacular, y al igual que en la Fase II la categoría de ninguna respuesta de la anémona *B. annulata* obtuvo la mayor frecuencia media (44.3%; Figura 15).

Los contactos que durante la parte inicial de la Fase III si fueron individualmente identificados generaron interacciones de regular a baja intensidad, siendo las primeras sólo ocasionales (> 0% y < 50% de los contactos registrados). La interacción anémona-camarón más frecuente en esta fase fue la de baja intensidad, con un porcentaje de frecuencia media muy superior a la interacción de regular intensidad (89.55 y 14.93%, Figura 16). En esta fase, sin embargo, no se presentaron nunca respuestas de alta y muy alta intensidad, ni durante las grabaciones ni durante las observaciones subsecuentes.

Durante la Fase III, los camarones dejaron de presentar conductas de intento de escape, y sacudidas fuertes y leves, presumiblemente causadas por la descarga de los nematocistos por parte de la anémona. Con base en lo anterior y, a pesar de que la anémona todavía presentaba respuestas de baja intensidad al contacto con el camarón, se consideró que la Fase III representaba el momento en que los camarones estaban aclimatados a la anémona, y ya no corrían el riesgo de ser capturados e ingeridos por ésta.

Conforme avanzaba el tiempo de aclimatación, la posición de los camarones no se circunscribió exclusivamente a la porción distal de los tentáculos de la anémona, sino que también se encontraba ocasionalmente en la porción media de los tentáculos, sobre el disco oral o en el pie de la anémona. Durante las observaciones finales realizadas cada 30 min, se observó que los camarones siempre se mantuvieron inmersos entre los tentáculos de la anémona. Las anémonas, por su parte, todavía presentaban respuestas de ligera contracción tentacular (63% de las observaciones) y movimientos tentaculares (69% las observaciones), aunque éstas eran muy poco frecuentes.

Los registros realizados durante las observaciones que no fueron grabadas indicaron que la aclimatación total de ambos simbioses en 87.5% de las observaciones ocurrió desde 7 h 14 min hasta aproximadamente 22 h después de haber colocado los camarones en los acuarios. Esta condición de aclimatación fue observada en asociaciones simbióticas mantenidas por largo tiempo en el laboratorio a lo largo de este estudio. Únicamente en el 6.25% (1/16 organismos) de los camarones aclimatados, las anémonas continuaron presentando algún movimiento tentacular hasta 24 h después del inicio de las observaciones.

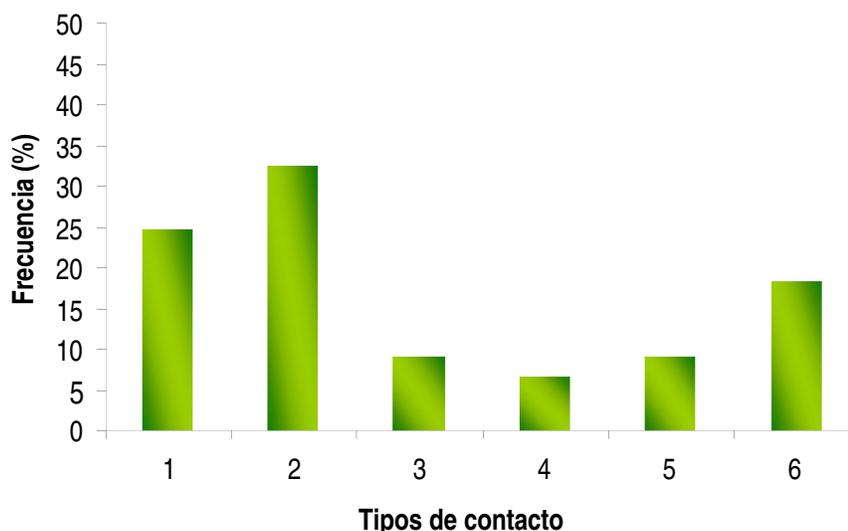


Figura 14. Frecuencia (%) del tipo de contactos realizados por *P. pedersoni* durante la Fase II de aclimatación a la anémona *B. annulata*, de acuerdo con la parte del cuerpo del camarón que entraba en contacto físico con la anémona: 1, antenas y anténulas; 2, quelas; 3, pereiópodos; 4, abdomen; 5, cola y 6, diversas partes del cuerpo.

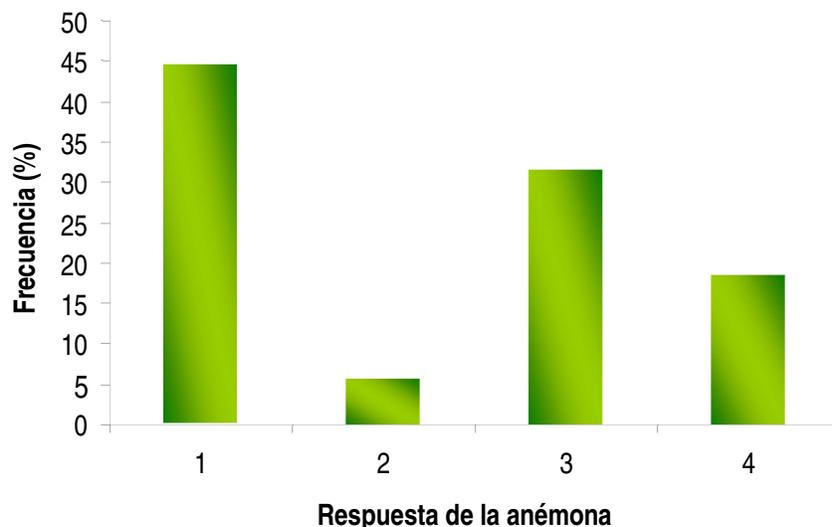


Figura 15. Frecuencia (%) del tipo de respuesta de la anémona *B. annulata* ante el contacto de *P. pedersoni* durante la Fase III de aclimatación. De menor a mayor intensidad: 1, Ninguna respuesta; 2, Movimiento de los tentáculos; 3, Ligera Contracción Tentacular; 4, Adherencia de los tentáculos a un apéndice del camarón.

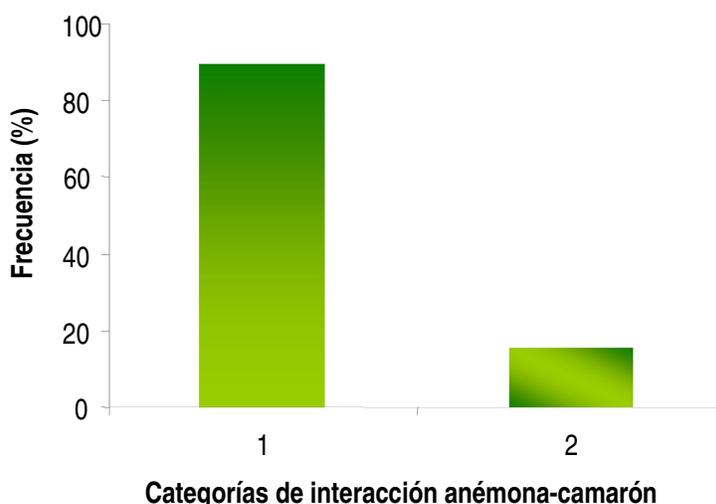


Figura 16. Frecuencia (%) del tipo de interacción anémona-camarón presentada por *P. pedersoni* y *B. annulata* durante la Fase III de aclimatación. Categorías: 1, Baja Intensidad; y 2, Regular Intensidad. Las categorías fueron definidas en términos de la respuesta de la anémona ante el contacto con el camarón, y la reacción de éste ante dicha respuesta (ver Tabla 4).

El 20% (4/20 camarones) de los *P. pedersoni* colocados dentro de los acuarios en presencia de *B. annulata* no culminaron el proceso de aclimatación. De los cuatro camarones no aclimatados, tres no hicieron contacto con la anémona en el transcurso de tres horas de observación, mientras que uno estableció contacto únicamente en 12 ocasiones. De estos 12 contactos, 11 (91.7%) fueron

con las antenas y sólo una vez con las quelas y quelípedos. El primer contacto de este camarón fue realizado con las antenas y anténulas, y ocurrió a los 22 min 31 seg, es decir, dentro del intervalo de las duraciones mínimas y máximas de la Fase I en el caso de los camarones que si se aclimataron.

Los camarones que no se aclimataron realizaron limpieza antenal y antenular durante todo el tiempo de observación. Presentaron mucho movimiento a lo largo de 4 áreas del acuario, pero casi nunca se encontraban en el Área 1.

5.1.2 Descripción del comportamiento y variables analizadas durante la aclimatación de *P. pedersoni* a *C. gigantea*

De los 20 camarones colocados en presencia de una *C. gigantea*, únicamente 4 (20%) completaron el proceso de aclimatación, mientras que los 16 restantes (80%) sólo exhibieron rasgos conductuales correspondientes a la Fase I. De los *P. pedersoni* que lograron aclimatarse a sus respectivas anémonas *C. gigantea*, sólo uno de ellos se aclimató dentro del periodo de 12 h de observación, mientras que los otros se registraron como aclimatados a las 24 h después de haber sido colocados en los acuarios. La longitud media de los *P. pedersoni* experimentales fue de 2.49 ± 0.05 cm. El proceso de aclimatación a *C. gigantea* también consistió de tres fases.

La duración media de la Fase I de aclimatación fue de 5 h 23 min 07 seg \pm 46 min 53 seg, y las duraciones máximas y mínimas observadas fueron de 7 h 50 min 06 seg y 02 min 00 seg, respectivamente.

Cuando los camarones (n=4) fueron colocados dentro del acuario, sólo uno (25%) nadó y caminó directamente hacia la anémona, acercándose al Área 1, y provocando un ligero movimiento de los tentáculos de la misma. Sin embargo, los otros 3 camarones permanecieron alejados de la anémona: uno de ellos nadó y caminó a través de las Áreas 2, 3, 4 y 5, mientras que los otros dos permanecieron estáticos. La distancia promedio de los camarones a la anémona fue de 23.59 ± 1.15 cm, con un coeficiente de variación del 15%, indicando que la mayoría de los camarones presentaron un patrón relativamente similar de posiciones con respecto a la anémona en los acuarios. En ningún caso se registró movimiento tentacular visible por parte de la anémona.

Al igual que en el caso de *B. annulata*, aquí *P. pedersoni* también presentó una conducta exploratoria del fondo y paredes del acuario utilizando las antenas y anténulas. La conducta de limpieza de *P. pedersoni* con *C. gigantea* fue muy similar a aquella observada con *B. annulata*. Sin embargo, en este caso no hubo liberación de moco por parte de *C. gigantea* cuando *P. pedersoni* fue introducido en el acuario.

Fase II

La Fase II del proceso de aclimatación comenzó con el acercamiento del camarón al Área 1, estableciendo el primer contacto físico con la anémona siempre con las antenas o anténulas. La conducta de limpieza en esta fase fue similar a aquella observada en la fase correspondiente al proceso de aclimatación con *B. annulata*.

La conducta de *P. pedersoni* tras el contacto con *C. gigantea* fue prácticamente la misma que se observó ante los contactos con *B. annulata*, la principal diferencia radica en que *C. gigantea* no presentó enrizamiento tentacular, aunque sí hubo contracción tentacular y adherencia de apéndices del camarón durante los primeros contactos. Estas adherencias provocaron una respuesta de escape en *P. pedersoni* similar a la registrada durante el enrizamiento tentacular observado con *B. annulata*. Otra diferencia importante radica en que *P. pedersoni* no se aclimató a *C. gigantea* en forma de ciclos, sino que contactaba alguna zona en particular de la anémona y permanecía en ella hasta el inicio de la fase III de la aclimatación.

Fase III

Únicamente en el caso de un camarón (1/4 organismos, el que hizo el contacto a los 02 min), completó la Fase III en 4 h 26 min y se video-grabó todo el proceso de su aclimatación. En tanto, los otros 3 camarones completaron la Fase III entre las 12 h y 22 h aproximadamente, es decir, en la última revisión realizada a las 12 h de iniciadas las observaciones ninguno de los 3 organismos había completado esta fase, pero en la mañana siguiente éstos ya permanecían juntos sin presentar interacciones de alta intensidad.

Las características de la conducta de *P. pedersoni* durante la Fase III de la aclimatación a ambas especies de anémonas fueron similares. Sin embargo, en el caso de la aclimatación a *C.*

gigantea no se distinguió claramente entre el final de la Fase II y el inicio de la III, debido a que una vez que *P. pedersoni* contactaba con *C. gigantea* se mantenía en contacto permanente con la anémona en porción distal de sus tentáculos sin presentar conductas de intento de escape, sacudidas fuertes o leves, presumiblemente cargas por la descarga de los nematocistos de la anémona. Como respuesta a este contacto permanente, la anémona sólo respondía con contracciones ligeras y movimiento tentacular, y nunca con fuertes contracciones.

En los 3 casos en los que se revisaron los acuarios 24 h después de introducir los camarones en el acuario, se observó que las interacciones entre el camarón y la anémona únicamente eran de baja intensidad. Una vez aclimatados a *C. gigantea* los cuatro camarones permanecieron siempre en la porción distal de los tentáculos de la anémona y nunca en la porción media ni en el disco oral de la misma.

5.1.3 Desaclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea*

El 100% de los camarones ($n = 20$ para *B. annulata* y $n = 7$ para *C. gigantea*) que fueron separados de sus simbioses por un lapso de 15 días, perdieron su protección contra los nematocistos de las anémonas. En todo los casos después de 15 días de estar separados, y tras el renovado contacto entre camarón-anémona, se generaron interacciones de muy alta y alta intensidad (ver Tabla 4).

5.2 Selección de especie de anémona hospedera

Con los resultados del experimento de selección de especie de anémona hospedera, el análisis estadístico (Tabla 8) mostró que no hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las estimadas ($X^2 = 0.48$; $p = 0.49$). Por lo tanto, se concluye que *P. pedersoni* no exhibe una preferencia por *B. annulata* cuando la alternativa es *C. gigantea*.

Se observó un número relativamente alto (13, 65%; Figura 17) de camarones que no seleccionaron a *C. gigantea* en el tratamiento SO, indicando que *P. pedersoni* no se asocia a esta especie de anémona tenga o no otra alternativa. Este resultado presenta evidencias de que la asociación de *P. pedersoni* a *B. annulata* no está mediada por una selección activa, y que *C. gigantea* no representa una alternativa conveniente como simbiote para esta especie de camarón.

Tabla 8. Número de camarones *P. pedersoni* que se asociaron a anémonas *B. annulata* y *C. gigantea*, y los que no se asociaron a ninguna de las anémonas presentadas durante el experimento de selección de especie de anémona hospedera (Experimento 1). Tratamientos: SO1, dos anémonas *B. annulata*; SO2, dos anémonas *C. gigantea*; CO, una *B. annulata* + una *C. gigantea*. Entre paréntesis se muestra el número de camarones estimados mediante el método de máxima verosimilitud en cada caso.

	<i>B. annulata</i>	<i>C. gigantea</i>	No se asociaron	Total
SO1	17 (17.146)		3 (2.853)	20
SO2		7 (6.296)	13 (13.704)	20
CO	12 (10.971)	3 (4.028)	5 (5)	20

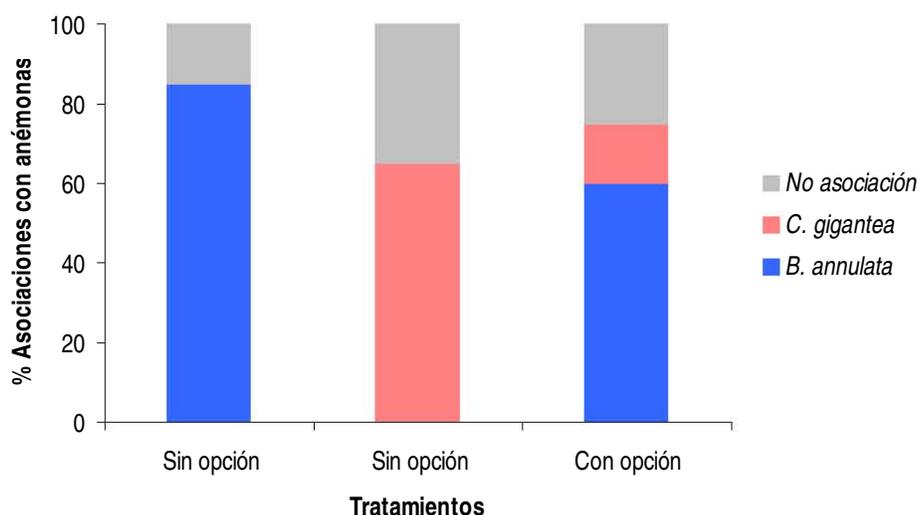


Figura 17. Frecuencia relativa (%) del total ($n = 20$) de camarones *P. pedersoni* en cada tratamiento que se asociaron a *B. annulata* y *C. gigantea* y aquellos que no se asociaron a ninguna de las anémonas presentadas durante el experimento de selección de especie de anémona hospedera. Tratamientos: Sin opción, dos anémonas *B. annulata*, o dos anémonas *C. gigantea*; Con opción, una anémona *B. annulata* y una *C. gigantea*.

5.3 Efecto de la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* sobre la selección de anémonas hospederas

Con los resultados del experimento sobre el efecto de la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* sobre la selección de *B. annulata*, el análisis estadístico (Tabla 9) mostró que no hay diferencias significativas entre las frecuencias observadas y las estimadas ($X^2 = 0.19$; $p = 0.66$). Por lo tanto, se concluye que *P. pedersoni* no exhibe una preferencia por anémonas sin un camarón simbiote cuando la alternativa es una anémona con un camarón simbiote previo. Estos resultados

indican que la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* no influye en la selección de anémona hospedera.

A pesar de que los resultados muestran una tendencia a corroborar la hipótesis 2, la prueba no denotó diferencias significativas seguramente por el relativamente alto número de *P. pedersoni* que no seleccionaron a ninguna anémona durante el tratamiento SO de anémonas con camarón simbiote, y aquel CO (Figura 18).

Tabla 9. Número de camarones *P. pedersoni* que se asociaron a anémonas *B. annulata* con y sin un camarón simbiote previo, y los que no se asociaron a ninguna de las anémonas presentadas durante el experimento sobre el efecto de la territorialidad en la selección de anémonas hospederas (Experimento 2). Tratamientos: SO1, dos anémonas *B. annulata* con camarón simbiote; SO2, dos anémonas *B. annulata* sin camarón simbiote; CO, una *B. annulata* con camarón simbiote + una *B. annulata* sin camarón simbiote. Entre paréntesis se muestra el número de camarones estimados mediante el método de máxima verosimilitud en cada caso.

	<i>B. annulata</i> con camarón	<i>B. annulata</i> sin camarón	No se asociaron	Total
SO1	16 (16.141)		4 (3.858)	20
SO2		13 (12.733)	7 (7.266)	20
CO	8 (7.2675)	5 (5.732)	7 (7)	20

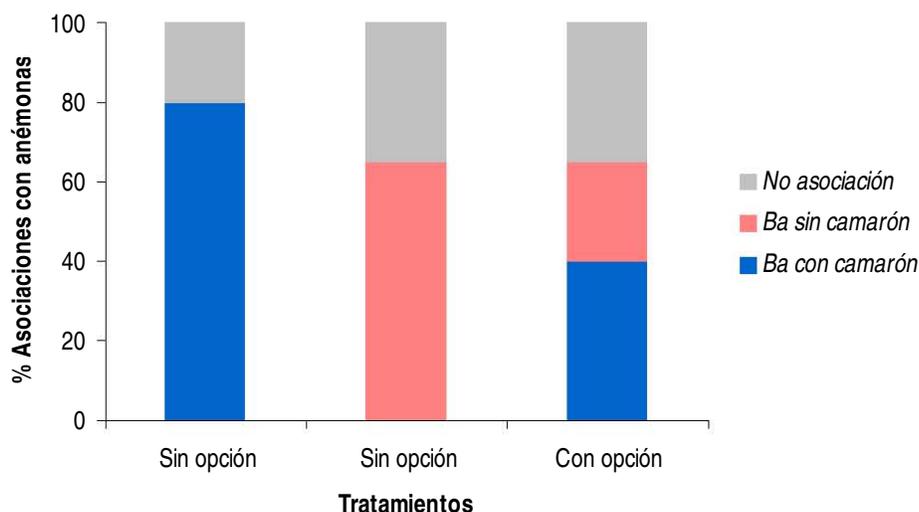


Figura 18. Frecuencia relativa (%) del total ($n = 20$) de camarones *P. pedersoni* en cada tratamiento que se asociaron a *B. annulata* con y sin un camarón simbiote previo y aquellos que no se asociaron a ninguna de las anémonas presentadas durante el experimento sobre el efecto de la territorialidad en la selección de anémonas hospederas. Tratamientos: Sin opción, dos anémonas *B. annulata* con camarón simbiote, o dos anémonas *B. annulata* sin camarón simbiote; Con opción, una *B. annulata* con camarón simbiote + una *B. annulata* sin camarón simbiote.

6.- DISCUSIÓN

La asociación simbiótica entre un huésped y una o más de sus anémonas hospederas requiere que todos ellos ocurran en la misma región geográfica y toleren hábitats semejantes (Gwaltney y Brooks, 1994). Estudios de campo muestran que *P. pedersoni*, *B. annulata* y *C. gigantea* ocurren simultáneamente en varias localidades a lo largo de su distribución geográfica: Bahamas (Chace, 1958, 1972; Limbaugh *et al.*, 1961), Islas Vírgenes (Limbaugh *et al.*, 1961), Tektite en Islas Vírgenes (Mahnken, 1972), Isla de San Vicente en Antillas Menores (Criales y Corredor, 1977), Bahía de Santa Marta en Colombia (Criales y Corredor, 1977; Criales, 1984), Florida Keys (Gwaltney y Brooks, 1994), Bonaire en Antillas Holandesas (Wicksten, 1995), incluyendo las costas de Quintana Roo, México (Campos-Salgado *et al.*, 2006). La mayor parte de los reportes registran a *P. pedersoni* como un simbionte frecuente de *B. annulata*, aunque se le ha encontrado tanto asociado a otras anémonas, como sin estar asociado a alguna (Simoës, datos no publicados; Tabla 1). Aunque la asociación específica entre *P. pedersoni* y *C. gigantea* no ha sido observada en las costas de Quintana Roo, México (Campos-Salgado *et al.*, 2006), de donde fueron extraídos los organismos experimentales, diversos autores reportan dicha asociación en la Bahía de Santa Marta, Colombia (Criales y Corredor, 1977), en la Isla de San Vicente, Antillas Menores (Criales y Corredor, 1977), en Florida Keys (Mihalik, 1989; Wicksten, 1995), en Caicos Island, Bahamas (Spotte *et al.*, 1991) y Bonaire, Antillas Holandesas (Wicksten, 1995). Esto indica que los patrones de asociación entre especies observados en una región están determinados, por lo menos parcialmente, por procesos físicos (turbulencia y flujo de agua), químicos (concentración de las moléculas liberadas tanto por hospederos como por huéspedes) y biológicos (características demográficas de la población de hospederos y huéspedes) locales y no deben ser extrapolados a otras zonas de la distribución geográfica de las especies bajo estudio.

Mientras que la simbiosis entre los huéspedes y las anémonas está mediada por un espectro de mecanismos fisiológicos y bioquímicos a través de los cuales un huésped identifica y se aclimata a una anémona (Fautin, 1991; Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1994; Dos Santos *et al.*, 2004), se ha establecido que la especificidad de la asociación puede estar mediada por un modelo conductual en el que el huésped exhibe una preferencia por una especie de hospederos en particular (Miyagawa, 1989; Elliott *et al.*, 1995); o bien, por la competencia intra e inter-específica de los

huéspedes y los eventos estocásticos relacionados con la dinámica poblacional de ambos simbioses (Fautin, 1985; 1991). De aquí se desprenden tres modelos biológicos, no necesariamente excluyentes, que podrían explicar la asociación de *P. pedersoni* a dos de sus anémonas hospederas:

- 1) Modelo fisiológico: la mayor frecuencia de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* que con *C. gigantea* observada en el campo está determinada por una protección diferencial contra los nematocistos de ambas especies. Dicha protección puede ser innata o adquirida a través de un proceso de aclimatación que difiere dependiendo de la especie de anémona y del estadio ontogénico de *P. pedersoni*.
- 2) Modelo conductual: la mayor frecuencia de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* que con *C. gigantea* observada en el campo está determinada por una conducta de preferencia de este carídeo por *B. annulata*. Dicha preferencia puede ser innata o adquirida durante algún momento de su ciclo de vida.
- 3) Modelo ecológico: la mayor frecuencia de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* que con *C. gigantea* observada en el campo es el resultado de la dinámica de las poblaciones y las interacciones inter e intraespecíficas de los simbioses y sus recursos.

Si bien, los resultados de los experimentos sobre aclimatación y selección de especies de anémona sólo ponen en consideración aspectos fisiológicos y conductuales de dicha asociación, deberían ser discutidos en el contexto de los tres modelos con la finalidad de identificar los factores ecológicos que contribuyen a determinar su ocurrencia en la zona bajo estudio.

6.1. Modelo fisiológico

Los primeros estudios sobre la ausencia del efecto tóxico de los nematocistos de las anémonas en sus huéspedes fueron realizados en la relación simbiótica entre anémonas y peces, y demostraron que estos últimos adquirirían la protección de las descargas tóxicas mediante un proceso de aclimatación (Gohar, 1948 en Elliott y Mariscal, 1996; Schlichter, 1972; 1975; 1976; Mariscal, 1969; 1970; 1971). Sin embargo, estudios más recientes señalan que algunas especies de peces no requieren pasar por el proceso de aclimatación para adquirir dicha protección (Miyagawa y Hidaka, 1980; Elliott *et al.*, 1994, 1995), e inclusive no sobreviven al contacto con los nematocistos

de anémonas con las que no ocurren en la naturaleza (Miyagawa, 1989; Fautin, 1991). Los hallazgos sugieren que estas especies poseen protección “innata”, en la cual ni el contacto químico, visual, ni mecánico con la anémona, son necesarios para echar a andar la maquinaria bioquímica e inmunológica para contrarrestar las quemaduras de los nematocistos (Elliott *et al.*, 1994; Elliott y Mariscal, 1997).

Los resultados de los experimentos realizados a lo largo de este estudio, sin embargo, mostraron que bajo condiciones de laboratorio, *P. pedersoni* es capaz de aclimatarse tanto de *B. annulata* como de *C. gigantea* (80% y 20% de los camarones, respectivamente). Dado que independientemente de la especie de anémona, algunos individuos nunca lograron asociarse definitivamente a éstas, y que los primeros contactos físicos siempre provocaron descargas tóxicas que generaron una respuesta de retracción en los camarones se puede sugerir que *P. pedersoni* requiere de contactos químicos para iniciar el proceso de aclimatación a estas especies de cnidarios.

En el caso de la simbiosis entre peces y anémonas, existe un espectro de mecanismos mediante los cuales los peces localizan y se asocian a las diversas especies de hospederos (Fautin, 1991), y se sabe que el mecanismo de protección de los peces anemonales varía dependiendo de la especie de hospedero, así como del estadio ontogénico de los peces (Elliott y Mariscal, 1996). Así mismo, se ha demostrado que las diversas especies de peces anemonales varían en su resistencia a las toxinas contenidas en el moco de la anémona, y que la potencia de la toxina varía de acuerdo a la especie de anémona hospedera (Mebis, 1994; Giese *et al.*, 1996). A diferencia de los peces anemonales, la aclimatación de camarones a sus anémonas hospederas ha sido poco estudiada (p. e., Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992), y no se ha demostrado que éste sea el único mecanismo para adquirir protección contra las picaduras de las anémonas. La aclimatación de *P. pedersoni* a las anémonas *B. annulata* y *C. gigantea* observada en el presente trabajo, sin embargo, permitió identificar similitudes con el proceso de aclimatación de los peces a sus anémonas hospederas (variabilidad en el tiempo para que ocurriera el primer contacto, fuerte contracción y enrizamiento tentacular de la anémona tras los primeros contactos con el huésped, retracción del huésped tras las quemaduras provocadas por los nematocistos de los tentáculos; Mariscal, 1970; Fautin, 1991; Elliott *et al.*, 1994; Elliott y Mariscal, 1996, 1997), lo que corrobora las evidencias de otros estudios (Mariscal, 1970; Levin y Blanchard, 1980; Brooks y Mariscal, 1984; Crawford, 1992)

en el sentido de que, a pesar de la presencia del exoesqueleto en los crustáceos, el proceso de aclimatación en términos conductuales generales es similar en ambos grupos de huéspedes.

En el presente estudio, el proceso de aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea* fue similar en términos generales. En ambos casos consistió en tres fases consecutivas que culminaron en la protección total del camarón de las descargas de nematocistos por parte de los tentáculos y disco oral de las anémonas, así como en la ausencia de respuestas por parte de las anémonas al contacto con el camarón (Figura 15) e interacciones camarón-anémona de baja intensidad (Figura 16). La adquisición de esta protección ocurrió para ambas especies de anémonas dentro de las 24 h de haber colocado a los camarones con las anémonas. Otra similitud importante fue la exhibición de una conducta de limpieza por parte del camarón al hacer contacto con la anémona. A pesar de la similitud general en el proceso de aclimatación de *P. pedersoni* a ambas especies de anémonas, se identificaron algunas diferencias importantes entre *B. annulata* y *C. gigantea*. La más importante es que durante los experimentos de aclimatación un mayor porcentaje de *P. pedersoni* se aclimataron a *B. annulata* que a *C. gigantea*. Los 16 camarones que no se aclimataron a *C. gigantea*, se mantuvieron dentro de los acuarios durante más de 24 h, y si bien inicialmente contactaban físicamente a las anémonas, siempre recibieron descargas de los nematocistos, después de las cuales evitaban aproximarse a la anémona. Un comportamiento similar fue observado para *P. anthophilus*, que tras los primeros contactos con la anémona *Actinia bermudensis* (con la que se reporta una asociación poco frecuente) recibió descargas de los nematocistos, y nunca completó su aclimatación (Levine y Blanchard, 1980). Estos resultados confirman el carácter relativamente generalista de *P. pedersoni* en sus relaciones simbióticas, y explican el patrón de asociación observado en el rango más amplio de su distribución en el campo (Tabla 1).

En las costas de Quintana Roo, México, *P. pedersoni* no se asocia con todas las especies de anémonas presentes en su zona de distribución (Campos-Salgado *et al.*, 2006), y es posible que esto sea el resultado de la ausencia de un mecanismo de protección contra la descarga de nematocistos de ciertas especies de anémonas. En Long Key y Conch Key, Florida, se distribuyen las anémonas *C. gigantea* y *S. helianthus* y los camarones *P. yucatanicus* y *P. pedersoni*, sin embargo, *P. pedersoni* no se ha observado asociado a alguna de las dos anémonas anteriores

(Gwaltney y Brooks, 1994). Esto implicaría que *P. pedersoni* es capaz de reconocer y diferenciar entre especies de anémonas, de tal forma que evita la asociación a aquéllas para las cuáles no cuenta con un mecanismo de protección de las quemaduras. Mientras que la ausencia de dicho mecanismo podría explicar parcialmente la asociación específica diferencial de *P. pedersoni* con algunas anémonas con las que cohabita en la zona arrecifal (por ejemplo, *S. helianthus*), en particular no explica el patrón de asociación de este camarón con *B. annulata* y *C. gigantea* en el Caribe mexicano. Que a lo largo de todos los experimentos el 33.3% de los *P. pedersoni* se hayan logrado aclimatar a *C. gigantea*, implica que este camarón si presenta los mecanismos fisiológicos (bioquímicos) y conductuales necesarios para adquirir la protección de los nematocistos de *C. gigantea*, pero que existen otro conjunto de factores que hacen de ésta una anémona hospedera menos accesible o favorable para *P. pedersoni*.

Estudios previos demuestran que el proceso de aclimatación de camarones a sus anémonas hospederas es gradual, conforme avanzaba el tiempo desde el primer contacto, las respuestas de los camarones a los nematocistos de las anémonas iban disminuyendo en intensidad, y los camarones se movían gradualmente de la porción distal de los tentáculos a zonas más internas de la anémona sin provocar contracción ni enrizamiento tentacular (Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992). Sin embargo, los resultados del presente trabajo muestran que mientras *P. pedersoni* se aclimata gradualmente a *C. gigantea*, se aclimata en forma de ciclos a *B. annulata* (ver sección de Resultados Fase II, Aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata*, página 34). Esto constituye otra diferencia importante en la aclimatación de *P. pedersoni* a ambas especies de anémonas.

El tiempo de aclimatación de *P. pedersoni* a ambas especies de anémonas fue muy variable (7 h 14 min - 22 h para *B. annulata* y 12 - 22 h para *C. gigantea*), lo que coincide con estudios previos sobre el proceso de aclimatación de camarones a sus anémonas hospederas (Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964; Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992). Levine y Blanchard (1980) reportaron que *P. anthophilus* se aclimata a *C. gigantea* en un tiempo que varía entre 1-5 h, y sugieren que podría deberse a un insuficiente aislamiento de los camarones (24 h) previo a entrar en contacto con las anémonas, o bien, a variaciones en el exoesqueleto del camarón debido al ciclo de la muda. Sin embargo, Crawford (1992) reportó un tiempo de aclimatación de 2 h 40 min \pm 1 h 28 min para las mismas especies, y demostró que el estadio de muda no influye en el proceso de

aclimatación, ya que previo a la ecdisis las sustancias químicas involucradas en la protección son secretadas en la nueva cutícula. Asimismo, este autor concluyó que las respuestas de la anémona no dependían del tiempo de aislamiento al que habían estado sujetos los camarones. La variación en los tiempos de aclimatación en el presente trabajo no se debieron a un tiempo de aislamiento insuficiente, ya que todos los camarones fueron aislados durante al menos 15 días previo al inicio de los experimentos; tiempo suficiente para perder la protección a las anémonas con las que los camarones habían estado asociados previamente. Se sabe que un tiempo de apenas 3.5 días es suficiente para que una especie de camarón congénere (*P. anthophilus*) pierda su protección contra las descargas de nematocistos de *C. gigantea* (Crawford, 1992).

Dicha variación ha sido adjudicada a las variaciones en el estado de salud de cada camarón y anémona durante los experimentos, así como a la variación en la descarga de nematocistos de las anémonas, que aparentemente está influenciada por el tiempo en que la anémona no ha sido habitada (Brooks y Mariscal, 1984). Dado que en los experimentos de aclimatación del presente trabajo ocasionalmente se ocuparon las mismas anémonas, es posible que este factor haya influido en la variabilidad de los tiempos de aclimatación observados.

La conducta de limpieza que realizaron los camarones fue distinta en cada una de las fases de la aclimatación. La limpieza de anténulas y antenas de *P. pedersoni* característica de la Fase I, se debe a que en las anténulas y antenas se encuentran las setas olfatorias (estetascos) cubiertas por una cutícula a través de la cual los estímulos químicos y sustancias disueltas en el ambiente pueden ser detectados por receptores sensoriales internos (Ache, 1982; Ache y Davenport, 1972; Bauer, 2004). El ocasional revoloteo o agitación de las anténulas observado durante la Fase I, se debe al bajo número de setas olfatorias presentes en este apéndice, cuyo movimiento lento cumple la función de hacer circular el agua y potenciar el contacto con los estímulos químicos disueltos en ella (Bauer, 2004). Asimismo, la constante conducta exploratoria mediante el movimiento de las anténulas se debe a que en estos apéndices se encuentra un órgano de equilibrio conocido como estatocisto, una cápsula con setas sensoriales en los que se envuelven granos de arena u otras partículas; al moverse el camarón, las partículas estimulan las setas sensoriales y profieren información al camarón sobre su orientación en el espacio (Ache, 1982).

La conducta de limpieza general observada principalmente en la Fase II, se debe a los movimientos de los apéndices para retirar el moco de la anémona que se había adherido a medida que el camarón la contactaba con diversas partes de su cuerpo. Estas observaciones coinciden con los resultados reportados anteriormente tanto para camarones (Levine y Blanchard, 1980; Crawford, 1992), como para peces anemonales (Miyagawa, 1989). La ausencia de una conducta de limpieza en la Fase III, podría estar asociada al hecho de que los camarones ya habían adquirido la protección al moco que contiene nematocistos, por lo que éstos ya no resultaban tóxicos. Con base en las modificaciones en la conducta de limpieza en *P. pedersoni* a lo largo del proceso de aclimatación, y en que dichas modificaciones fueron consistentes tanto a *B. annulata* como a *C. gigantea*, puede sugerirse que la conducta de limpieza es un comportamiento adaptativo que exhiben los camarones ante las picaduras de la anémona, y que presenta características particulares dependiendo del grado de aclimatación al hospedero en el que se encuentren.

La gran variabilidad en el tiempo que transcurre para que el camarón realice el primer contacto físico con ambas especies de anémonas (47 min 05 seg \pm 11 min 07 seg para *B. annulata* y 5 h 23 min 07 seg \pm 46 min 53 seg para *C. gigantea*), probablemente se debe a que la concentración de sustancias químicas disueltas en el agua necesaria para que las setas olfatorias de los camarones perciban la presencia de la anémona (Bauer, 2004), no fue alcanzada de manera constante con respecto al tiempo a lo largo de las observaciones; o bien que, dada la ausencia de aireación durante los experimentos, se formó un gradiente en la concentración de sustancias químicas, y tanto la detección de la anémona como el subsecuente contacto con sus tentáculos, dependía fuertemente de los movimientos del camarón dentro del acuario. Al respecto, Murata *et al.*, (1986) encontraron que para que los peces juveniles *Amphiprion perideraion* fueran atraídos y se asociaran a la anémona *Radianthus kuekenthali* se requerían altas concentraciones de un extracto crudo de la anémona; en tanto que Stachowicz (2001) indica que es necesario un bajo flujo de agua para dispersar las moléculas liberadas por los hospederos, y que éstos sean localizados e identificados por sus simbioses. Elliott *et al.*, (1995), sin embargo, no encontraron reducción en el éxito de los peces juveniles *Amphiprion polymnus* para localizar sus anémonas hospedera, *Heteractis crispa* cuando los factores químicos eran liberados a velocidades de corrientes relativamente altas (mayores a 2.5 cm s⁻¹). En el mismo sentido y para otros grupos de crustáceos, Weissburg y Zimmer-Faust (1993) encontraron que la jaiiba azul *Callinectes sapidus* requiere flujos

de agua para localizar exitosamente a sus presas, y que en condiciones de laboratorio, es más difícil que los cangrejos localicen a las presas potenciales cuando las sustancias químicas son liberadas a grandes distancias de ellos.

Otra razón que pudo haber contribuido a la variabilidad en el tiempo para el primer contacto, es que en la Fase I los camarones mantuvieron poca movilidad y una posición lejana de la anémona lo cual no provocaba movimiento tentacular visible por parte de la anémona, y que dicho movimiento fuera el responsable de la liberación de sustancias químicas en una concentración detectable por el camarón. Crawford (1992) reporta que cuando los *P. anthophilus* permanecían relativamente inmóviles dentro del acuario, la anémona *C. gigantea* no respondía con movimiento tentacular. Mariscal (1971) describió que era el acercamiento muy próximo de los peces a las anémonas durante la aclimatación lo que les permitía estar expuestos a los compuestos derivados (antígenos) de las anémonas con los que eventualmente se forma un complejo químico de reconocimiento sobre su superficie epitelial. Estos compuestos son liberados por la anémona al contraer el colenteron y expeler fluidos internos (Martin, 1968). En el mismo sentido, Stachowicz (2001) encontró que la anémona *Calliactis tricolor* liberaba sustancias químicas de reconocimiento cuando era estimulada mecánicamente por el cangrejo ermitaño *Dardanus venosus*.

Es claro que a pesar de similitudes conductuales generales, peces y crustáceos presentan mecanismos bioquímicos y fisiológicos diferentes en su aclimatación a las anémonas. Mientras que la producción de antígenos y su participación en los mecanismos bioquímicos de defensa en los peces están bien estudiados (Schlichter, 1976; Elliott *et al.*, 1994; Elliott y Mariscal, 1996, 1997), los crustáceos no cuentan con un sistema inmune desarrollado, y no están determinadas todas las propiedades químicas y fisiológicas de su integumento. Algunos estudios recientes, permiten sugerir la participación de la hemocianina (Vázquez *et al.*, 1997) y el factor *kB-like* (Vázquez *et al.*, 1998) en los mecanismos bioquímicos de reconocimiento y eliminación de material extraño en los camarones peneidos. Asimismo, diversos trabajos realizados con el langostino *Macrobrachium rosenbergii* (Ravindranath *et al.*, 1985 en Vázquez *et al.*, 1998; Vázquez *et al.*, 1993) han demostrado que las lectinas son un grupo de proteínas encargadas de reconocer de específicamente a los carbohidratos de superficie de membranas de organismos extraños (Bayne 1990 en Vázquez *et al.*, 1998). Cabría preguntarse si alguna(s) de esta(s) molécula(s) están involucradas en los mecanismos bioquímicos

de protección de los camarones simbioses a las toxinas de sus hospederos. La diversidad y constancia de los mecanismos de protección observada en las asociaciones simbióticas con cnidarios, p. e., las interacciones entre peces y crustáceos con anémonas (Fautin, 1991; Wirtz, 1997; Allen, 1980; Chace, 1972; Stevens y Anderson, 1985; Fautin *et al.*, 1995), esponjas (Berggren, 1993), corales (Spotte *et al.*, 1991, 1994; Vargas, 2000; Williams y Bunkley-William, 2000), medusas (Criales y Corredor, 1977; Criales, 1984), equinodermos (Bruce, 1980) y moluscos (Spotte, 1996a), permite suponer que la adquisición de la protección a la quemadura de los nematocistos evolucionó por distintos caminos, dependiendo de factores como la relativa toxicidad y fuerza adhesiva de los tentáculos de las anémona, así como de las características ecológicas de las poblaciones de ambos simbioses. Cualquiera que sea el mecanismo de adquisición de dicha protección, su importancia radica en que constituye una condición que determina parcialmente el establecimiento y permanencia de estas asociaciones en el medio natural.

Los resultados observados la aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea* constituyen una fuerte indicación de que este proceso se conforma de una secuencia de eventos interactivos entre huésped y hospedero, en los cuales es igual de importante la respuesta (estímulo) de ambos simbioses para determinar la eventual consecución del proceso. Así, la variabilidad del proceso en su conjunto queda en gran medida explicada por las diferencias de dichos eventos entre pares de simbioses. Asimismo, los resultados ponen en evidencia que la adquisición de la protección a los nematocistos ocurre en la interfase camarón–anémona, y permiten sugerir que investigaciones futuras sobre el proceso de aclimatación en este tipo de asociaciones incorporen por un lado, el análisis bioquímico, inmunológico y fisiológico de la aclimatación de ambos simbioses y, por otro, utilicen sistemas automatizados de grabación e interpretación de imágenes que permitan aumentar la precisión y potenciar la diversidad de las variables registradas durante este proceso incorporando tanto las respuestas del hospedero como aquellas del huésped.

6.2. Modelo conductual

Selección de especie de anémona hospedera

Los resultados sobre la preferencia de especies de anémonas por parte de *P. pedersoni* demostraron que esta especie no prefiere a *B. annulata*, cuando la alternativa es *C. gigantea* (Tabla 8), por lo que el patrón natural de asociación a estas anémonas no está explicado por la exhibición

de una conducta basada en la preferencia. Estos resultados coinciden con los obtenidos en experimentos de laboratorio con *P. pedersoni* asociado a *B. annulata* y *C. gigantea* provenientes de Floridas Keys (Mihalik, 1989), en donde se encontró que los organismos que habían sido extraídos de *B. annulata* no exhibían preferencia por esta especie de anémona.

Un análisis pormenorizado de los resultados indica que la ausencia de diferencias significativas seguramente estuvo relacionada con el bajo porcentaje de camarones que eligieron asociarse a *C. gigantea* cuando no tenían otra opción (35%; Tabla 8, Figura 17). Contrario a lo esperado, estos resultados sugieren que *C. gigantea* no representa una alternativa favorable como anémona hospedera, por lo menos para los *P. pedersoni* provenientes de las costas de Quintana Roo, México. Asimismo, implican que en condiciones de cautiverio, más del 50% de *P. pedersoni* no se asociará a *C. gigantea* aun cuando no se les ofrezca otro simbiote potencial dentro del acuario (Figura 17). De manera similar, Baeza y Stotz (2003) demostraron que en el laboratorio la preferencia no es la razón por la cual el cangrejo *Allopetrolisthes spinifrons* se asocia más frecuentemente con anémonas de un color similar al de su caparazón, pero encontraron evidencias de que los cangrejos adultos evitan a las anémonas de color azul, con quienes se asocian poco frecuentemente en el campo.

En experimentos de laboratorio dirigidos a estudiar la conducta selectiva de *P. pedersoni* y otras especies congéneres por distintas especies de anémonas hospederas (Gwaltney y Brooks, 1994; Guo *et al.*, 1996; Khan *et al.*, 2003), los autores han encontrado que los camarones seleccionan aquellas especies de anémonas con las que se encuentran mas frecuentemente asociadas en el campo, y han concluido que el patrón de asociación observado es el resultado de la preferencia de estos carideos por ciertas especies de anémonas. Si bien la diferencia entre los hallazgos de estos autores y los del presente estudio podría deberse a que los camarones experimentales provienen de poblaciones distintas, existen diferencias en el diseño experimental que cabe señalar. De manera general, algunos estudios sobre conducta selectiva que sólo analizan la selección ante dos o más alternativas incurren en la falta de independencia estadística entre tratamientos, ya que el aumento en la frecuencia de elección de una de las alternativas necesariamente implica la disminución en la frecuencia de la contraria. Esta práctica ha sido fuertemente criticada por varios autores (Liszka y Underwood, 1990; Barbeau y Scheibling, 1994;

Crowe y Underwood, 1998; Chapman, 2000; Underwood *et al.*, 2004), que han señalado que la falta de independencia puede resolverse mediante la inclusión de tratamientos control en los que el organismo experimental se encuentra en una situación sin opción de elegir. En tanto que en otros estudios no es posible verificar si las diferencias encontradas son producto de una conducta preferencial o el resultado de un artefacto del diseño experimental, dado que un individuo sólo podrá exhibir una conducta preferencial cuando tiene más de una opción para escoger, cualquier diferencia en el comportamiento de un organismo ante una situación con opción de elegir (CO) comparada con su comportamiento ante una situación sin opción de elegir (SO) será producto exclusivo del despliegue de dicha preferencia (Liszka y Underwood, 1990; Barbeau y Sheabling, 1994, Underwood *et al.*, 2004). Por tal motivo, la metodología descrita en el presente estudio permite asegurar que juveniles tardíos y adultos de *P. pedersoni* del Caribe de México no exhiben una conducta selectiva en la que prefieran a *B. annulata*, y seguramente existen otros factores determinando los patrones de asociación observados en el campo.

Para poder exhibir una preferencia, los organismos deben ser capaces de distinguir a sus hospederos con base en ciertas características que representen una mejor alternativa. En experimentos de laboratorio, una alta proporción de individuos adultos de *P. ornatius*, *P. brevicarpalis* y *T. amboinensis* localizaron a sus anémonas hospederas por atracción química, pero no fueron atraídos químicamente por anémonas de otras especies de las cuales no eran naturalmente simbioses (Guo *et al.*, 1996). Observaciones hechas durante los experimentos de selección de especie en este estudio mostraron algunas evidencias de que *P. pedersoni* es capaz de reconocer diferencias químicas (o visuales) entre *B. annulata* y *C. gigantea*, puesto que al ser colocados en presencia de ambas anémonas, los camarones exhibían una conducta de exploración mediante el movimiento de las anténulas y antenas, y se dirigieron 75% de las veces hacia *B. annulata* y sólo 25% de las veces hacía *C. gigantea*.

La conducta selectiva de hábitat puede ser un factor importante para determinar la distribución posterior al asentamiento de organismos con alta movilidad, como los cangrejos y peces (Elliott *et al.*, 1995; Baeza y Stotz, 2003). Si la presencia de una conducta selectiva está correlacionada con la movilidad del individuo, y por lo tanto con un aumento en la probabilidad de encontrar diversas alternativas, es posible que dicha conducta no sea tan determinante para los camarones carídeos,

cuya movilidad después del asentamiento larval está limitada espacialmente. No obstante, queda por ser investigado si durante el asentamiento, la movilidad relativamente mayor de las larvas de estos crustáceos facilite su exposición a una variedad de hospederos potenciales. Al respecto, Williams y Bunkley-Williams (2000) encontraron que uno de los factores más importantes para determinar el patrón de asociación y especificidad de los camarones es la selección de especies de anémona hospedera que presentan los individuos durante el asentamiento larval. Estos autores encontraron que *P. pedersoni* en la fase larval temprana elige a sus anémonas hospederas durante el asentamiento larval (Bruce, 1976a). Considerando lo anterior, sería de gran interés corroborar las hipótesis que atribuyen el asentamiento diferencial a una conducta selectiva exhibida por las larvas de *P. pedersoni*, así como examinar la relación entre dicho asentamiento y los patrones de asociación de los juveniles tardíos y adultos de esta especie observados en el campo.

Aunque se ha reconocido a la visión como un mecanismo de detección utilizado por organismos adultos para la identificación y selección de hábitats (Fricke, 1974; Baeza y Stotz, 2003), se considera que la capacidad visual y sus consecuencias en las decisiones de decápodos adultos tienen una historia evolutiva reciente (Wahle y Steneck, 1992; Berggren, 1993). La quimiorrecepción, por su parte, es uno de los principales factores involucrados en el establecimiento de la asociación entre huéspedes y hospederos (Grant y Mackie, 1974; Hadfield y Paul, 2001). Diversos estudios (Ache, 1972; Guo *et al.*, 1996) mencionan que las asociaciones pueden estar orientadas por los químicos que liberan los organismos hospederos, y en algunos casos, las señales químicas involucradas son altamente específicas a los hospederos. Factores físicos como la turbulencia y flujo de agua asociados a cambios en la rugosidad del suelo marino, pueden alterar fuertemente la concentración y estructura de las moléculas y, por ende, la habilidad de los factores químicos para mediar las interacciones huésped-hospedero (Stachowicz, 2001). Así, la respuesta a estímulos químicos y la evolución de quimiorreceptores aparecen en la filogenia de los crustáceos como mecanismos de reconocimiento más antiguos y generalizados, tanto para la exhibición de diversas conductas (p. e., alimentaria, reproductiva, de escape; Stachowicz, 2001) como en las distintas fases del ciclo de vida (Ache, 1972; Grant y Mackie, 1974; Hadfield y Paul, 2001).

Efecto de la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* sobre la selección de anémonas hospederas

Mientras que la competencia interespecífica es más intensa en gremios de congéneres que tienen altos niveles de similitud en sus características ecológicas (Elliott y Mariscal, 2001; Fautin, 1985, 1986), diversos autores han subrayado que la competencia interespecífica representa una presión selectiva mayor que aquella entre individuos de especies diferentes (Odum, 1971; Nybankke, 1982; Levinton, 1995). Uno de los efectos más inmediatos de la competencia es la interferencia (Sheridan *et al.*, 1984) en la que un individuo interfiere con otro durante la búsqueda o utilización de un recurso (que puede estar, aunque no necesariamente, limitado), y uno de ellos resulta directamente perjudicado en su acceso al mismo. Este tipo de competencia se incluyen las interacciones agonistas y la conducta de territorialidad, donde la defensa de un recurso, generalmente asociado al espacio físico (territorio), deviene ya sea en combates, o en la exhibición de caracteres morfológicos que el individuo subordinado reconoce y evita (Nizinski, 1989).

Considerando la disponibilidad de anémonas *B. annulata* sin *P. pedersoni* simbioses, y como resultado de una conducta de territorialidad, se esperaría que en el laboratorio *P. pedersoni* seleccionara anémonas que no tuvieran otro camarón asociado. Sin embargo, los resultados del presente estudio mostraron que juveniles tardíos y adultos de *P. pedersoni* no prefieren anémonas *B. annulata* sin la presencia de un camarón simbiote, cuando la alternativa es una anémona de la misma especie con un camarón (Tabla 9; Figura 18). Si bien, estos resultados indican que la conducta territorial no influye en la selección de la anémona hospedera, es posible que el efecto de dicha conducta no se haya expresado dada la ausencia del recurso (peces para ser limpiados) por el cual los camarones compiten.

En primera instancia, durante los experimentos de selección las posiciones favorables en las anémonas no se encontraban fuertemente limitadas, dado que sólo existía un simbiote previo en la anémona. Es posible que un mayor número de simbioses previamente asociados a un individuo anémona, constituya una característica que deteriore la calidad de dicha anémona para ser escogida por un camarón adulto. Aun cuando se sabe que, por ejemplo, el número y tamaño de peces anemonales residentes está limitado por el número y tamaño de las anémonas hospederas (Allen, 1972; Fricke, 1979; Fautin, 1991), hipótesis como ésta deben ser rigurosamente corroboradas, ya

que durante el asentamiento larval o la reproducción, la presencia de otros simbioses co-específicos podría constituir un estímulo atrayente (Jensen y Morse, 1984; Knowlton y Keller, 1986; Jones, 1987; Sweatman, 1983; 1988).

En una segunda instancia, durante los experimentos de selección tampoco estuvieron presentes peces listos para ser limpiados, de tal forma que el efecto de la presencia de un simbiote previo carecía de una consecuencia inmediata (obtención de alimento) para el camarón experimental. Estos resultados coinciden con los reportados por Sargent y Wagenbach (1975), quienes encontraron que en condiciones de laboratorio *P. anthophilus* no exhibe una conducta territorial a menos que estén presentes peces listos para ser limpiados.

Finalmente, es posible que la conducta territorial expresada a través de interacciones agonistas no resulte en la exclusión completa del camarón perdedor o subordinado de la anémona hospedera, y únicamente devenga en un patrón de distribución de los simbioses en una escala espacial mucho menor, estableciéndose una dominancia jerárquica dentro de la anémona, en la cual el camarón dominante se ubica en la posición más favorable para la limpieza de los peces (tentáculos o cerca del disco oral; Mahnken, 1972). Al respecto Mahnken (1972) encontró que los patrones de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* en las Islas Vírgenes, muestran que éste se asocia generalmente en pares o en grupos de 5-6 organismos, y que la presencia de grupos más grandes coincide con las mejores estaciones de limpieza donde arriban los peces visitantes.

La ausencia de un comportamiento de preferencia que exhibieron los organismos *P. pedersoni* en estadios juvenil tardío y adulto, en los Experimentos 1 y 2 realizados en el presente trabajo, demuestran que el modelo conductual sobre preferencia, no explica el patrón de asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata* observado en el campo. Es posible que tal asociación esté explicada en gran medida por factores ecológicos, razón por la que se presenta a continuación el modelo ecológico como una explicación teórica plausible y complementaria a los resultados observados durante el proceso de aclimatación experimentos de selección.

6.3. Modelo ecológico

Las características demográficas de una población, tasa de nacimiento o reclutamiento (Underwood y Fairweather, 1989; Sale, 1991), tasa de mortalidad (Elseth y Baumgardner, 1980; Nybakken, 1982; Levinton, 1995) y tasa de migración (Underwood, 1997; Crowe y Underwood, 1998), pueden actuar solas o en combinación para explicar los patrones de asociación de los organismos a sus hábitats observados en el campo. En este contexto, diversos autores han mencionado que la especificidad a la anémona hospedera está determinada en parte por factores ecológicos como la abundancia de hospederos y la presencia de competidores potenciales de la misma u otra especie (Gwaltney y Brooks, 1994; Baeza y Stotz, 2003; Khan *et al.*, 2003).

Diversos trabajos apoyan la idea de que la especificidad al hospedero se determina en la etapa de asentamiento. Cabría preguntarse si dicha especificidad está mediada por la presencia de una conducta selectiva de preferencia, o si es el resultado de las propiedades físicas, químicas y fisiológicas del sistema huésped-hospedero-arrecife en sus diferentes escalas, como, distribución y abundancia del plancton y su acceso a las anémonas hospederas, capacidad de detección de estímulos químicos, vulnerabilidad a las toxinas de anémonas no frecuentemente hospederas, etc.

Elliott y Mariscal (2001) han subrayado que los factores ecológicos que más contribuyen a explicar el patrón de asociación entre peces y sus anémonas hospederas, son los procesos durante el asentamiento o reclutamiento y la utilización diferencial del hospedero mediado por la exclusión como resultado de la competencia entre individuos adultos. Durante el asentamiento, los peces arrecifales se asocian a ciertos tipos de sustrato o microhábitat (Sale *et al.*, 1980, 1984; Williams, 1980; Sweatman, 1985) mediante el reconocimiento de sustancias químicas (Sweatman, 1988). En el caso de las larvas de decápodos, el asentamiento puede ser disparado por distintas sustancias químicas disueltas en el agua (Dos Santos *et al.*, 2004), las cuáles pueden ser liberadas por individuos co-específicos o ciertas presas, en el caso de los invertebrados marinos de vida libre (Hadfield y Paul, 2001); o bien por los hospederos y co-específicos, en el caso de los invertebrados marinos simbiotes (Bruce, 1976a; Pawlik, 1993).

Al respecto, ha sido demostrado que larvas del género *Periclimenes* presentaron metamorfosis, sobrevivieron más y completaron más exitosamente el desarrollo larval tanto cuando

fueron expuestas al exudado de su anémona hospedera (Dos Santos *et al.*, 2004), como al agua donde habían estado previamente anémonas (Goy, 1990), comparadas con larvas que no habían sido expuestas a estas situaciones. De manera similar, las larvas de *A. armatus* y *A. immaculatus* se asientan en áreas con anémonas hospederas (*B. annulata*) y parejas de adultos co-específicos fértiles (Knowlton y Keller, 1986). Que las larvas planctónicas de simbioses anemónicas respondan a los estímulos químicos de sus hospederos o de individuos adultos co-específicos puede aumentar, pero no asegurar su supervivencia, ya que en muchos casos dichas larvas aún no poseen la protección a los nematocistos de sus anémonas hospederas.

Existen evidencias experimentales que sugieren que la aclimatación, o cualquier mecanismo mediante el cual los huéspedes simbioses adquieren protección de los nematocistos, ocurren durante el estadio post-larval, en el caso de los camarones (Nizinski, 1989; Williams y Bunkley-Williams, 2000), y durante el estadio juvenil, en el caso de los peces (Miyagawa y Hidaki, 1980). Knowlton y Keller (1986) demostraron mediante experimentos realizados en el laboratorio que las larvas en estadio zoea 1 (4.5 mm de longitud total) de *A. armatus* morían cuando contactaban con los tentáculos de las anémonas *B. annulata*; sin embargo, en el medio natural observaron juveniles de 5.5 mm de longitud total asociados a esta anémona. Los autores determinaron que el tiempo para que *A. armatus* pueda asentarse en el bentos, oscila entre 1 y 2 semanas, y que la mayor parte de los camarones que culminaron exitosamente su asentamiento lo hicieron muy cerca de donde estaban los adultos co-específicos asociados a sus anémonas.

Algunas especies de huéspedes simbioses se encuentran solos en sus asociaciones con anémonas, pero otras, como es el caso de *P. pedersoni* y *A. armatus* (Mahnken, 1972; Knowlton y Keller, 1986; Wicksten, 1995; Campos-Salgado *et al.*, 2006) y *T. amboinensis* y *P. yucatanicus* (Wicksten, 1995; Campos-Salgado *et al.*, 2006), pueden coexistir con otras especies de camarones simbioses en una misma especie de hospedero. Esta coexistencia puede enmarcarse en la discusión sobre el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934), que establece que si dos especies competidoras coexisten en un ambiente estable, es porque existe una diferenciación de nichos que no es necesariamente un reflejo de interacciones actuales, sino el resultado de eventos ecológicos del pasado (Levinton, 1995; Begon, *et al.*, 1996). Al respecto, hay autores (Knowlton y Keller, 1985; Ebeling y Hixon, 1991; Hattori, 1995), que sugieren que la diferenciación de nichos es

una hipótesis plausible para explicar la coexistencia de peces anemonales que tienen requerimientos de nichos (especie de anémonas) similares en una misma localidad. Por ejemplo, Knowlton y Keller (1985) encontraron que tres especies de camarones del género *Alpheus*, todas simbiotes de *B. annulata*, ocurren en anémonas que se distribuyen en hábitats diferentes dentro del mismo arrecife coralino, presentando patrones de distribución complementarios; *A. armatus* y *A. polystictus* se asocian a anémonas que se encuentran en áreas someras protegidas, en tanto *A. immaculatus* se asocia a anémonas que habitan áreas expuestas de los arrecifes venezolanos. Por otro lado, Elliott y Mariscal (2001) encontraron que las especies de peces que comparten más de una especie de anémona hospedera, difieren en la frecuencia en que utilizan cada especie, teniendo diferentes hospederos primarios (anémona con la que se asocian con mayor frecuencia),

Periclimenes pedersoni y *P. yucatanicus* tienen rangos de distribución geográfica similares (Chace, 1958; 1972; Mahnken, 1972; Ciales, 1974; Wicksten, 1995), y han sido reportados por diversos autores como camarones limpiadores de peces (Limbaugh *et al.*, 1961; Feder, 1966; Mahnken, 1972; Ciales y Corredor, 1977; Ciales, 1979). Ambos carídeos comparten a *B. annulata* y *C. gigantea* como anémonas hospederos, entre otras (Tabla 1); sin embargo, *P. pedersoni* se asocia más frecuentemente a *B. annulata* que a otros hospederos, en tanto, *P. yucatanicus* se asocia con mayor frecuencia a *C. gigantea*. Aunque ambos carídeos pueden coexistir en el mismo individuo anémona (Williams y Bunkley-Williams, 2000), *P. pedersoni* siempre se encuentra sobre o entre los tentáculos de *B. annulata*, mientras que *P. yucatanicus* puede estar en la anémona o en sus proximidades, ocupando el mismo recoveco (Mahnken, 1972). Existen reportes de que *P. pedersoni* puede cambiar de una anémona a otra de la misma especie dentro de límites espaciales no mayores a 1 metro, asociándose a anémonas que están en el mismo parche (Limbaugh *et al.*, 1961). Esta búsqueda de individuos hospederos está mediada por la forma de utilizar el hábitat, ya que *P. pedersoni* busca posiciones favorables para la limpieza de peces primero en la misma anémona, y posteriormente entre otras anémonas (Williams, 1984; Nizinski, 1989). Mahnken (1972) realizó un estudio en Tektite (Islas Vírgenes) y describió que el número de organismos *P. pedersoni* por anémona *B. annulata* varía en los diferentes hábitats arrecifales, y que las asociaciones numerosas eran más frecuentes cuando *B. annulata* se distribuía en zonas arenosas del arrecife, donde el tráfico de peces para ser limpiados es mayor. En contraposición, *P. yucatanicus* se asociaba más frecuentemente a las *B. annulata* que están en zonas de algas y vegetación abundante. Es posible,

entonces, que los patrones actuales de especificidad en las asociaciones de *P. pedersoni* y *P. yucatanicus* con *B. annulata* y *C. gigantea* observados en el Caribe Mexicano, sean el reflejo de un proceso de diferenciación de nicho que ha resultado de eventos pasados de competencia inter-específica entre ambos carídeos por posiciones más favorables para la limpieza de peces.

En estudios filogenéticos sobre el origen y evolución de la protección en los peces anemonales, Allen (1972) ha sugerido que a partir de un pez ancestral generalista, los procesos de aclimatación con distintos grados de éxito permitieron la evolución de una línea filogenética que derivó en un pez altamente específico con mecanismos propios de protección. Sin embargo, existen especies de peces generalistas como *A. clarkii*, que no requieren del proceso de aclimatación para ser protegidos contra las picaduras de las anémonas y establecen asociación inmediata con diversas especies (Elliott y Mariscal, 1997). Como resultado, se ha sugerido una hipótesis alternativa que ha sido comprobada mediante evidencia molecular (Elliott *et al.*, 1996). Dicha hipótesis postula que un pez anemonal altamente específico a un hospedero fue el ancestro filogenético, a partir del cual, mediante eventos de especiación simpátrica, evolucionaron tanto especies con alto grado de especificidad como otras capaces de vivir con varias especies de anémonas (Elliott y Mariscal, 1997; Elliott *et al.*, 1996). Es posible que la historia evolutiva de los camarones carídeos simbioses sea similar a la de los peces anemonales, y que la línea filogenética vaya de la alta especialización a las asociaciones más generalistas. Los casos de asociación de *P. pedersoni* con *C. gigantea* observados en el presente trabajo y aquéllos casos reportados en el campo por diversos autores (Tabla 1), podrían ser un ejemplo de adaptación local y subdivisión genética de la población de *P. pedersoni*. Al respecto, existen reportes sobre la distribución *P. anthophilus* circunscrita a las regiones tropicales, que resaltan la gran similitud morfológica entre esta especie y *P. pedersoni* (Criales, 1984; Nizinski, 1989; Wicksten, 1995). Ambas especies se diferencian únicamente porque el carpo del segundo pereiópodo es mayor en *P. anthophilus* que *P. pedersoni*, y por que *P. anthophilus* únicamente se asocia a *C. gigantea* a pesar de la abundancia de otras especies de anémonas en la misma área geográfica (Chace, 1958, 1972; Nizinski, 1989). Dada la alta especialización funcional de *P. pedersoni* como especie limpiadora de peces arrecifales, es posible que las presiones competitivas por posiciones favorables dentro de la anémona hayan derivado en procesos de especiación simpátrica con *P. anthophilus*, mas recientemente, y *P. yucatanicus*, menos recientemente, asociándose a *C. gigantea*.

Aunque efectivamente se requieren estudios filogenéticos moleculares para corroborar esta hipótesis, existen evidencias de casos similares en otras especies de crustáceos simbioses. Stevens (1991) en Stachowicz (2001) demostró con evidencia genética que el cangrejo *Pinnotheres novaezelandiae*, se divide en dos razas, una de cuales habita el mejillón *Mytilus edulis aoteanus* y la otra el mejillón *Perna canaliculus*. El análisis electroforético de la estructura poblacional, indica que los individuos de *P. novaezelandiae* asociados a *P. canaliculus* y *M. edulis* en la misma localidad, exhiben notorios niveles de diferenciación genética, lo que sugiere la posibilidad de que se están formando especies crípticas en este cangrejo pinotérico. Los experimentos de quimio-localización realizados con estos cangrejos en el laboratorio demostraron que ambas razas no siempre se asociaban con la especie de mejillón con la cual se encontraban asociados en el campo, sugiriendo que existe flujo genético en la población, y que el proceso evolutivo de especiación está actualmente operando (Stevens, 1991 en Stachowicz 2001).

Si bien, los resultados del presente trabajo constituyen una contribución al conocimiento sobre la asociación simbiótica de *P. pedersoni* a sus anémonas hospederas, resulta claro que falta mucha información sobre las características bioquímicas, fisiológicas, conductuales y ecológicas que están involucradas en la relación simbiótica, y que en mucho ayudarían a entender como se establecen las asociaciones observadas en el campo. Sería de gran interés desarrollar experimentos futuros donde se involucren camarones en diferente estadio de desarrollo ontogénico e incluir variables ecológicas forzadoras (peces listos para ser limpiados, mayor número de co-específicos presentes en la anémona) que pudieran actuar sobre las poblaciones de camarones y anémonas. Asimismo, es primordial realizar investigaciones sobre el mecanismo bioquímico y fisiológico que subyace a la interacción y que asegura el principio y la permanencia de estas asociaciones.

7. – CONCLUSIONES

a. Aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea*

1. *P. pedersoni* en estadio juvenil tardío y adulto es capaz de aclimatarse a ambas especies de anémonas hospederas, sin embargo lo hace en mayor porcentaje a *B. annulata* (80% de las observaciones) que a *C. gigantea* (20% de las observaciones).
2. La aclimatación de *P. pedersoni* a las anémonas *B. annulata* y *C. gigantea* permitió identificar muchas similitudes con el proceso de aclimatación de los peces a sus anémonas hospederas (variación en el tiempo para que ocurriera el primer contacto, variación en los tiempos de aclimatación, retracción de los huéspedes tras los primeros contactos con la anémona, fuerte contracción y enrizamiento tentacular al principio del proceso de aclimatación) lo que corrobora que a pesar de la presencia del exoesqueleto en los crustáceos, el proceso de aclimatación en términos conductuales generales es similar en ambos grupos de huéspedes.
3. En términos generales, el proceso de aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* y *C. gigantea* fue similar:
 - Consistió en tres fases consecutivas que culminaron en la protección total del camarón de las descargas de nematocistos por parte de los tentáculos y disco oral de las anémonas, así como en la ausencia de respuestas por parte de las anémonas al contacto con el camarón.
 - La adquisición de esta protección ocurrió para ambas especies de anémonas dentro de las 24 horas de haber colocado a los camarones con las anémonas.
 - *P. pedersoni* exhibió una conducta de limpieza (“grooming behaviour”) al hacer contacto con ambas especies de anémona.

b. Selección de especie de anémona hospedera

1. *P. pedersoni* no prefiere a *B. annulata*, cuando la alternativa es *C. gigantea*, por lo que el patrón natural de asociación a estas anémonas no está explicado por la exhibición de una conducta basada en la preferencia.

2. Seguramente la ausencia de diferencias significativas está relacionada con el bajo porcentaje de camarones que se asociaron a *C. gigantea* cuando no tenían otra opción (35%).
3. Los resultados de los experimentos de selección de especie de anémona hospedera, sugieren que para los *P. pedersoni* provenientes de las costas de Quintana Roo, Mex. *C. gigantea* no representa una alternativa favorable como anémona hospedera, a pesar de que cuenta con la batería de mecanismos bioquímicos y fisiológicos para asociarse a ella.

c. Efecto de la conducta de territorialidad de *P. pedersoni* sobre la selección de anémonas hospederas

1. *P. pedersoni* no prefiere anémonas *B. annulata* sin la presencia de un camarón simbiote, cuando la alternativa es una anémona de la misma especie con un camarón, indicando que la conducta territorial no influye en la selección de la anémona hospedera.
2. Es posible que no se haya observado el efecto de una conducta territorial en la selección de anémona *B. annulata*, debido a la ausencia de los recursos por los cuales compiten los camarones:
 - No hubo limitación en las posiciones favorables en la anémona (espacio), dado que sólo hubo un simbiote previo en la anémona.
 - No estuvieron presentes peces listos para ser limpiados.

8. - BIBLIOGRAFÍA

- Ache, B. W. 1982. Chemorreception and thermorreception. In: *The Biology of Crustacea*. Vol. 3, ed. H. L. Atwood and D. C. Sandman. New York: Academic Press. Pp. 369-98.
- Ache, B. W. y D. Davenport. 1972. The sensory basis of host recognition by symbiotic shrimps, genus *Betaeus*. *Biol. Bull.* **143**: 94-111.
- Allainé, D.; I. Rodriguez; M. Le Berre y R. Ramousse. 1994. Habitat preferences of alpine marmots *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology*. **72**: 2193-2198.
- Allen, G. R. 1972. *The anemonefishes: their classification and biology*. T. F. H. Publ., Inc. Neptune City, N. K. 288. pp.
- Baeza, J. A. y W. Stotz. 2003. Host-use and selection of differently colored sea anemones by the symbiotic crab *Allopetrolisthes spinifrons*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **284**:25-39.
- Barbeau, M. A. y R. E. Sheibling. 1994. Behavioural mechanisms of prey size selection by sea star (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*) (Gimelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **180**: 103-136.
- Bauer, R. T. 2004. "Remarkable Shrimp: Adaptations and Natural History of the Carideans". University of Oklahoma. 282 pp.
- Begon, M.; J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, populations and communities. 3rd. edn. Blackwell, Cambridge.
- Berggren, M. 1993. *Spongiocaris hexactinellicola*, a new specie of stenopodidean shrimp (decapoda: stenopodidae) associated with hexactinellid sponges from tartar bank, Bahamas. *J. Crust. Biol.* **13**: 784-792.
- Bouskila, A. y D. T. Blumstein. 1992. Rules of thumb for predation hazard assessment: predictions from a dynamic model. *Am. Nat.* **139**: 161-176.
- Brooks, W. R. y R. N. Mariscal. 1984. The acclimation of anemonefishes to sea anemones: protection by changes in the fish's mucous coat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **81**: 277-285.
- Bruce, A. J. 1976a. Shrimps and prawns of coral reefs, with special references to commensalisms In: *Biology and geology of coral reefs*, edited by O. A. Jones and R. Endeon. Academic Press, N. York. Pp.38-94.
- Bruce, A. J. 1976b. Coral reef Caridea and "commensalism". *Micronesica*. **12**: 83-89.
- Bruce, A. J. 1980. *Periclimenes carinidactylus* Bruce, a crinoid-associated pontoniine shrimp, from south Australia. *Crustaceana*, **38**.
- Bruckner, A. J. 1993. Social relationships in the aquarium. *Freshwater and Marine Aquarium*. **16** (1): 18-20, 22-23.
- Campos-Salgado, A. I.; X. Chiappa-Carrara; L. E. Hidalgo-Arcos; M. Mascaró; N. Simões y P. Westendarp-Ortega. 2006. Distribución geográfica y abundancia de los camarones carideos *Periclimenes pedersoni*, *P. yucatanicus*, *Alpheus armatus*, *Thor amboinensis* y sus anémonas hospederas *Condylactis gigantea* y *Bartholomea annulata* en la costa del caribe mexicano. Avances preliminares. V Reunión Alejandro Villalobos, 18-20 de octubre 2006, Auditorio del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Chace, F. A. 1958. A new shrimp of the genus *Periclimenes* from the West Indies. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **26** (71): 125-132.
- Chace, F. A. Jr. 1972. The shrimps of Smithsonian Bredin Caribbean Expedition with a summary of the west Indian shallow water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smith. Contrib. Zoology*, **98**: 1-165.
- Chapman, M. G. 2000. Poor desing of behavioural experiments gets poor results: examples from intertidal habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **250**: 77-95.
- Crawford, J. A. 1992. Acclimation of the shrimp, *Periclimenes anthophilus*, to the giant sea anemone, *Condylactis gigantea*. *Bull. Mar. Sci.* **50**: 331-341.
- Crales, M. M. 1979. Ecología y etología de los camarones limpiadores de peces *Periclimenes pedersoni* Chace y *Lysmata grabhami* (Gordon) en la Bahía de Santa María (Colombia). *Acta Científica Venezolana* **30**: 570-576.

- Criales, M. M. 1984. Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in the Santa Marta Region, Colombia. *J. Crust. Biol.* **4** (2): 307-317.
- Criales, M. M. y L. Corredor. 1977. Aspectos etológicos y ecológicos de camarones limpiadores de peces (Natantia: Palaemonidae, Hippolytidae, Stenopodidae). *Anales del Instituto de Investigación Marina de Punta Betín.* **30**: 570-576.
- Crowe, T. P. y A. J. Underwood. 1998. Testing behavioural "preference" for suitable microhabitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **225**: 1-11.
- Dayton, L. 1995. The killing reefs. *New Scientist.* **11**: 11-15.
- Dos Santos, A.; R. Calado; C. Bartilotti y L. Narciso. 2004. The larval development of the partner shrimp *Periclimenes sagittifer* (Norman, 1861) (Decapoda : Caridea : Palaemonidae : Pontoniinae) described from laborator- reared material, with a note on chemical settlement cues. *Heogol Mar. Res.* **58**: 129-139.
- Duffy, J. E., 1992. Host-use patterns and demography in a guild of tropical sponge-dwelling shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **90**: 127-138.
- Ebeling, A. W. y M. A. Hixon. 1991. Tropical and temperate reef fishes: Comparison of community structures: In: *The ecology of fishes on coral reefs* edited by Sale, P. F. Academic Press, San Diego, Calif. pp. 509-563.
- Elliott, J. K. y R. N. Mariscal. 2001. Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Mar. Biol.* **138**: 23-35.
- Elliott, J. K. y R. N. Mariscal. 1997. Acclimation or innate protection of anemonefishes from sea anemones? *Copeia.* **2**: 284-289.
- Elliott, J. K. y R.N. Mariscal. 1996. Ontogenetic and interspecific variation in protection of anemonefishes from sea anemones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **208**: 57-72.
- Elliott, J. K.; J. M. Elliott y R. N. Mariscal 1995. Host selection, location, and association behaviors of anemonefishes in field settlement experiments. *Mar. Biol.* **122**: 377-389.
- Elliott, J. K.; R.N. Mariscal y K.H. Roux. 1994. Do anemonefishes use molecular mimicry to avoid being stung by host sea anemones? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **179**: 99-113.
- Elliott, J. K.; S. Loughheed; B. Bateman; L. McPhee y P. Boag. 1999. Molecular phylogenetic evidence for the evolution of specialization in anemonefishes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* **266**: 677-685.
- Fautin, D. G. (2005). www.tolweb.org
- Fautin D. G.; Chau-Chih Guo y Jiang-Shiou H. 1995. Costs and benefits of the symbiosis between the anemoneshrimp *Periclimenes brevicarpalis* and its host *Entacmaea quadricolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **129**: 77-84.
- Fautin, D. G. 1985. Competition by anemonefishes for host actinians. In: *International Association of Biological Oceanographers Committee on Coral Reefs* (eds.) Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 27 may-1 june. 1985, vol. 5. Antenne du Museum National d'Histoire Naturelle et de l'Ecole Pratique des Hautes Etues en Polynésie Française, Moorea, French Polynesia. Pp. 373-377.
- Fautin, D. G. 1986. Why do anemonefishes inhabit only some host actinians?. *Env. Biol. Fishes.* **15**: 171-180.
- Fautin, D. G. 1991. The anemonefish symbiosis : What is known and what is not ?. *Symbiosis.* **10**: 23-46.
- Feder, H. M. 1966. Cleaning Symbiosis in the Marine Environmental. Chapter 7. In: *Symbiosis* edited by Henry S. Mark. Academic Press. **1**: 327-397.
- Fricke, H. W. 1974. Öko-ethologie des monogamen anemonenfisches *Amphiprion bicinctus*. *Z. Tierpsychol.* **36**: 429-513.
- Fricke, H. W. 1979. Mating system, resource defense, and sex change in the anemonefish *Amphiprion akallopisos*. *Z. Tierpsychol.* **50**: 313-326.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Macmillan Hafner Press. New York.
- Giese, C.; D. Mebs y B. Werding. 1996. Resistance and vulnerability of crustaceans to cytolytic sea anemone toxins. *Toxicon.* **34**: 955-958.

- Goy, J. W. 1990. Components of reproductive effort and delay of larval metamorphosis in tropical marine shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea and Stenopodidea). Texas A. & University. College Station, Texas, 177. pp.
- Grant, P. T. y A. M. Mackie. 1974. Checorreception in marine organisms. Academic Press, New York. pp. 530.
- Guo, C. C.; J. S. Hwang y D. G. Fautin. 1996. Host selection by shrimps symbiotic with sea anemone: a field survey and experimental laboratory analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **202**: 165-176.
- Gwaltney, C. L. y W. R Brooks. 1994. Host specificity of the anemoneshrimp *Periclimenes pedersoni* and *P. yucatanicus* in the Florida Keys. *Symbiosis* **16**: 83-93.
- Hadfield, M. G. y V. J. Paul. 2001. Natural Chemical Cues for Settlement and Metamorphosis of Marine-Invertebrate Larvae. In: *Marine Chemical Ecology* edited by McClintock, B. and B. J. Baker. CRC Press. pp. 431-453.
- Hattori, A. 1995. Coexistence of two anemonefishes, *Amphiprion clarkii* and *A. perideraion*, which utilize the same host sea anemone. *Environ. Biol. Fish.* **42**: 345-353.
- Herrnkind, W.; G. Stanton y E. Conklin. 1976. Initial characterization of the commensal complex associated with the anemone, *Lebrunia danae*, at Grand Bahama. *Bull. Mar. Sci.* **26**: 65-71.
- Holt, G. J. 2001. Research on Culturing the Early Life Stages of Marine Ornamental Species. In "2nd International Conference on Marine Ornamentals: Collection, Culture and Conservation". (Ed. varios) pp. 19-20.
- Holthuis, L. B. y I. Eibl-Eibesfeldt. 1964. A new species of the genus *Periclimenes* from Bermuda. *Senck. Biol.* **45**: 185-192.
- Jensen, R. A. y D. E. Morse. 1984. Intraspecific facilitation of larval recruitment: gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **83**: 107-126.
- Jones, G. P. 1987. Some interactions between residents and recruits in two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **114**: 169-182.
- Khan, R. N.; H. A. Becker; A. L. Crowther y I. D. Lawn. 2003. Sea anemone host selection by the symbiotic saddled cleaner shrimp *Periclimenes holthuisi*. *Marine and Freshwater Research.* **54**: 653-656.
- Khan, R. N.; H. A. Becker; A. L. Crowther y I. D. Lawn. 2004. Spatial distribution of symbiotic shrimps (*Periclimenes holthuisi*, *P. brevicarpalis*, *Thor amboinensis*) on the sea anemone *Sticodactyla haddoni* *Journal of Marine Biology Ass. UK.* **84**: 201-203.
- Knowlton, N. y B. D. Keller. 1985. Two more sibling species of alpheid shrimps associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. *Bull. Mar. Sci.*, **37**: 893-904.
- Knowlton, N. y B. D. Keller. 1986. Larvae which fall far short of their potential highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. *Bull. Mar. Sci.* **39** (2): 213-223.
- Kotter, I. 1997. Larval culture of *Lysmata amboinensis* (de Man 1888), *Lysmata debelius* (Bruce 1983) (Decapoda: Hippolytidae) and *Stenopus hispidus* (Decapoda: Stenopodidae). 'M.Sc. University of Bielefeld, Germany.
- Krebs, Charles J. 1978. "Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance". 2nd. Edition. Harper International Edition. 678 pp.
- Levine, D. M. y Blanchard, O. J. 1980. Acclimation of two shrimps of the genus *Periclimenes* to sea anemones. *Bull. Mar. Sci.* **30**: 460-466.
- Limbaugh, C.; D. Pederson y Chace, F. A. Jr. 1961. Shrimps that clean fishes. *Bulletin of Marine Science Gulf Caribbean.* **11**: 237-257.
- Lin, J.; D. Zhang and R. L. Creswell. 2001. Aquaculture of marine ornamental shrimps: An overview. In "Aquaculture 2001", p. 378. (World Aquaculture Society: Louisiana State University Baton Rouge.
- Liszka, D. y J. Underwood. 1990. An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit-crab. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **137**: 47-62.
- Lubbock, H. R. y N. V. C. Polunin. 1975. Conservation and the tropical marine aquarium trade. *Environmental Conservation* **2**: 229-232.

- Mahnken, C. 1972. Observations on cleaner shrimps of the genus *Periclimenes*. In: *Results of the Tektite Program: Ecology of coral reef fishes*. B. Collete and S. Earle, eds. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull.* **14**: 71-83.
- Mariscal, R. N. 1969. The protection of the anemone fish, *Amphiprion xanthurus*, from the sea anemone, *Stoichactis kentii*. *Experientia*. **25**: 1114-1121.
- Mariscal, R. N. 1970. An experimental analysis of the protection of *Amphiprion xanthurus* Cuvier & Valenciennes and some other anemonefishes from sea anemones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **4**:134-149.
- Mariscal, R. N. 1971. Experimental studies on the protection of anemone fishes from the sea anemones. In: *The Biology of Symbiosis* edited by T. C. Cheng, Univ. Park Press, Baltimore. Pp. 283-315.
- Markham, J.C.; F. E. Donath-Hernández; J. L. Villalobos-Hiriart y A. C. Díaz-Barriga 1990. Notes on the Shallow-water Marine Crustacea of the Caribbean Coast of Quintana Roo, Mexico. *Anales Inst.Biol.Univ.Nac.Autón.México, Ser.Zool.* **61** (3): 405-446.
- Martin, E. J. 1968. Specific antigens released into seawater by contracting anemones (Coelenterata). *Comp. Biochem. Physiol.* **25**: 169-176.
- Martínez-Guzmán L. A. y J. L. Hernández-Aguilera. 1993. Crustáceos Estomatópodos y Decápodos del Arrecife Alacrán, Yucatán. *Biodiversidad Marina y Costera de México*. 609-629.
- Mascaró, M. y R. Seed. 2001. Choice of prey size and species in *Carcinus maenas* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. *Hydrobiologia*. **449**: 159-170.
- Mascaró, M.; M. Magallón; X. Chiappa-Carrara; L. E. Hidalgo y N. Simões. 2006. Effect of predation and competition pressure on microhabitat selection by juvenile *Litopenaeus setiferus* and *L. vannamei*. XI Congress of the International Society for Behavioural Ecology, 24-28 de Julio 2006. Tours, Francia.
- Mebs, D. 1994. Anemonefish symbiosis: vulnerability and resistance of fish to the toxin of the sea anemone. *Toxicon*. **32**: 1059-1068.
- Mihalik, M. B. 1989. Investigations on symbiosis between shrimp and sea anemones. Masters Thesis, Florida Atlantic University, Boca Raton, FL. 99 pp.
- Miyagawa, K. y T. Hidaka. 1980. *Amphiprion clarkii* juvenile: innate protection against and chemical attraction by symbiotic sea anemones. *Proc. Jpn. Acad.* **56**: 356-361.
- Miyagawa, K. 1989. Experimental analysis of the symbiosis between anemonefish and sea anemones. *Ethology*. **80**: 19-46.
- Murata, M.; K. Miyagawa-Koshima; K. Nakanishi y Y. Naka. 1986. Characterization of compounds that induce symbiosis between sea anemone and anemonefish. *Science*, N. Y. **234**: 585-587.
- Nizinski, M. S. 1989. Ecological Distribution, Demography and Behavioral Observations on *Periclemenes anthophilus*, an typical symbiotic cleaner shrimp. *Bull. Mar. Sci.* **45**: 174-183.
- Nybakken, J. W. 1982. *Marine Biology: An Ecological Approach*. Harper and Row, New York.
- Odum, E. P. 1971. "Ecología". 3era. Edición. Interamericana. México, pp. 639.
- Olabarria, C.; A. J. Underwood y M. G. Chapman. 2002. Appropriate experimental design to evaluate preferences for microhabitat; an example of preferences by species of microgastropods. *Oecologia*. **132**: 159-166.
- Omori, K.; Y. Yanagisawa y N. Hori. 1994. Life history of the caridean shrimp *Periclimenes ornatus* Bruce associated with a sea anemone in southwest Japan. *J. Crust. Biol.* **14**:132-145.
- Partridge, L. 1978. Habitat selection. In: *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Edited by Krebs, J.R. and N.B. Davis, Blackwell Scientific Publications. Oxford, pp. 351-376.
- Pawlik, J. R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30**: 273.
- Ritson-Williams, R. y Paul, V. J. 2006. *Periclimenes yucatanicus* and *Periclimenes rathbunae* on unusual corallimorph hosts. *Coral Reefs*. **26**: 147.

- Sale, P. F. 1991. Reef fish communities: open non equilibrium systems. In: *The ecology of fishes on coral reefs*, edited by Sale P. F. Academic Press, San Diego, Calif. 564-596. pp.
- Sale, P. F.; P. J. Doherty y W. A. Douglas. 1980. Juvenile recruitments strategies and coexistence of territorial pomacentridos. *Bull. Mar. Sci.* **30**: 147-158.
- Sale, P. F.; W. A. Douglas y P. J. Doherty. 1984. Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. *Coral Reefs*. **3**: 91-99.
- Sargent, R. C. y E. Wagenbach. 1975. Cleaning behavior of the shrimp, *Periclimenes anthophilus* Holthuis and Eibl-Eibesfeldt (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Bull. Mar. Sci.* **25**: 466-472.
- Schlichter, D. 1972. Chemische Tarnung Die stoffliche Grundlage der Anpassung von Anemonenfischen an Riffanemonen. *Mar. Biol.* **12**: 137-150.
- Schlichter, D. 1975. Production oder Übernahme von Schutzstoffen als Ursache des Nesselschutzes von Anemonenfischen *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **20**: 49-61.
- Schlichter, D. 1976. Macromolecular mimicry: substances released by sea anemones and their role in the protection of anemone fishes. In, *Coelenterate Ecology and Behaviour*, edited by G. O. Mackie, Plenum Press., Corp., New York. Pp. 433-441.
- Sheridan, P. F.; J. A. Browder y J. E. Powers. 1984. Ecological interactions between penaeid shrimp and bottomfish assemblages. In: *Penaeid shrimps: their biology and management. Fishing News Books* edited by Gullan, J.A & B.J. Rothschild, Ltd. Farnham, G.B. 235-250.
- Simoës, N. 2003. Reproducción y desarrollo larval en cautiverio de camarones ornamentales de la Península de Yucatán, México (CRUSTACEA: DECAPODA: CARIDAE).
- Smith, W. L. 1977. Beneficial behaviour of a symbiotic shrimp to its host anemone. *Bull. Mar. Sci.* **27**: 343-346.
- Spotte, S. 1996a. New records of association for the anemone shrimp *Periclimenes pedersoni* Chace, 1958 (Decapoda: Caridea): The bivalve mollusk *Lima scabra* and the black coral *Antipathes pennacea*. *Crustaceana* **69**: 545-547.
- Spotte, S. 1996b. Supply of regenerated nitrogen to sea anemones by their symbiotic shrimp. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **198**: 27-36.
- Spotte, S. 1999. Possible synonymy of the Western Atlantic anemone shrimps *Periclimenes pedersoni* and *P. anthophilus* based on morphology. *Bull. Mar. Sci.* **65** (2): 407-417.
- Spotte, S. y P. M. Bubucis. 1997. Captive survivorship of the spotted anemone shrimp, *Periclimenes yucatanicus*. *Aquarium Sciences and Conservation*. **1**: 65-69.
- Spotte, S.; R. W. Heard y P. M. Bubucis. 1994. Pontonine shrimps (decapoda:caridea:palaemonidae) of the northwest Atlantic. IV *Periclimenes antipathophilus* new species, a black coral associate from the turks and Caicos islands and eastern Honduras. *Bull. Mar. Sci.* **55**: 212-227.
- Spotte, S.; R. W. Heard; P. M. Bubucis; R. R. Manstan y J. A. McLelland. 1991. Pattern and coloration of *Periclimenes rathbunae* from the Turks and Caicos Islands, with comments on host associations in other anemones shrimps of the West Indies and Bermuda - *Gulf Research Reports*. **8**: 301-311.
- Stachowicz, J. J. 2001. Chemical Ecology of Mobile Benthic Invertebrates: Predator and Prey, Allies and Competitors. In: *Marine Chemical Ecology* edited by McClintock and Hill. J. Baker. CRC. Press. pp. 151-185.
- Stanton, G. 1977. Habitat partitioning among decapods associated with *Lebrunia danae* at Grand Bahama. In: *Proc. 3rd. International Coral Reef Symposium*, Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, pp. 169-175.
- Stevens, G. B. y Paul, G. Anderson. 1985. An Association between the Anemone *Cribinopsis fernaldi* and the shrimps of the Families Hippolytidae and Pandalidae. *J. Nortw. Atl. Fish. Sci.* **27**: 77-82.
- Suzuki, K. y K. I., Hayashi. 1977. Five caridean shrimps associated with sea anemones in central Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **24**:193-208.

- Swatman, H. P. A. 1983. Influence of conspecifics on choice of settlement sites by larvae of two pomacentrid fishes (*Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*) on coral reefs. *Mar. Biol.* **75**: 225-229.
- Swatman, H. P. A. 1988. Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **124**: 163-174.
- Sweatman, H. P. A. 1985. The influence of adults of some coral reef fishes on larval recruitment. *Ecol. Monogr.* **55**: 469-485.
- Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University, Press, Cambridge.
- Underwood, A. J. y K. R. Clarke. 2005. Solving some statistical problems in analyses of experiments on choices of food and on associations with habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **318**:227-237.
- Underwood, A. J. y P. G. Fairweather. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *TREE* **4**. 16-20.
- Underwood, A. J.; M. G. Chapman y T. P. Crowe. 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **300**: 161-187.
- Vargas, R. 2000. *Periclimenes murcielagensis*, a new species of shrimp (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) living on black coral from the Pacific coast of Costa Rica. *The Biological Society of Washington.* **113** (1): 17-23.
- Vázquez, K.; G. Maldonado; C. Agundis; A. Pérez; E. L. Cooper y E. Zenteno. 1997. Participation of a sialic acid specific lectin from the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* hemocytes, in the recognition of non-self cells. *J. Exp. Zoology.* **279**: 265-272.
- Vázquez, L.; C. Sierra; S. Juárez; C. Agundis; A. Zavala y E. Zenteno. 1998. Mecanismos de inmunidad en crustáceos. *Interciencia.* **23** (6): 344- 348.
- Vázquez, L.; F. Massó; P. Rosas; L. F. Montañó y E. Zenteno. 1993. Purification and characterization of a lectin from *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Decapoda) hemolymph. *Comp. Biochem. Physiol.* **105B**: 617-623.
- Wabnitz, C.; M. Taylor; E. Green and T. Razak. 2003. "From Ocean to Aquarium: The global trade in marine ornamental species". (UNEP-WCMC: Cambridge, UK).
- Weissburg, M. J. y R. K. Zimmer-Faust. 1993. Life death in moving fluids: Hydrodynamic effects on chemosensory-mediated predation. *Ecology.* **74**: 1428-1443.
- Wicksten, M. K. 1995. Within-species variation in *Periclimenes yucatanicus* (Ives), with taxonomic remarks on *Pedersoni* Chace (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington.* **108** (3): 458-464.
- Williams H. Jr. y Bunkley-Williams, L. 2000. Experimental refutation of the ease of associate change by the spotted cleaner shrimp, *Periclimenes yucatanicus* (Decapoda, Palaemonidae), new false-coral associates for the Pederson cleaner shrimp, *P. pedersoni*, and general abundance of associations for the both shrimps. *Crustaceana* **73** (4):503-511.
- Williams H. Jr. y L. Bunkley-Williams. 1982. First report of *Periclimenes yucatanicus* (Yves) (Decapoda, Palaemonidae) in association with a Corallimorpharian anemone. *Crustaceana* **42**: 318-319.
- Williams, A. B. 1984. *Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida.* Smith. Inst. Press, Washington, D. C. 550 pp.
- Williams, D. McB. 1980. Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). *Bull. Mar. Sci.* **30**: 159-170.
- Wirtz, P. 1997. Crustacean symbionts of the sea anemone *Telmatactis cricoides* at Madeira and the Canary Islands. *J. Zool. Lond.* **242**: 799-811.
- Zar, J. 1999. Contingency Tables Chapter 22; Testing for Goodness of Fit; Chapter 23. In: *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall New Jersey.
- Zhang, D.; J. Lin y R. L. Creswell. 1998. Mating behaviour and spawning of the banded coral shrimp *Stenopus hispidus* in the laboratory. *J. Crust. Biol.* **18**: 31-45.