

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LOS
CANGREJOS ERMITAÑOS (CRUSTACEA: DECAPODA:
ANOMURA) DE LAS FAMILIAS DIOGENIDAE Y
PAGURIDAE DE LA LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE,
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

P R E S E N T A

BIOL. PATRICIA GRACIELA SCHMIDTSDORF VALENCIA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOSÉ LUÍS VILLALOBOS HIRIART



MÉXICO, D.F.

JUNIO 2009



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.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de la Coordinación de Posgrado de la Facultad de Ciencias, en especial a la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas cuyo apoyo para la culminación de esta tesis es invaluable.

Quiero agradecer con mucho cariño el apoyo del Dr. José Luis Villalobos Hiriart cuya guía, sugerencias y comentarios han sido de gran ayuda y valor tanto para mi desarrollo académico como personal.

Con toda mi admiración y cariño para la Dra. Elva Escobar Briones cuyas observaciones y consejos fueron de gran ayuda para la realización de este manuscrito.

A la Dra. Cecilia Vanegas cuyos comentarios y sugerencias fueron una guía en la estructuración de este trabajo, Gracias Cecy por todo tu apoyo y calidad humana.

A la Dra. Leticia Huidobro Campos mi más sincero agradecimiento por sus acertadas observaciones que sirvieron para mejorar este trabajo así como por su valiosa amistad.

A parte de los cinco integrantes del jurado a los cuales admiro y respeto muchísimo, agradezco profundamente a todas las personas que de alguna u otra manera han contribuido a mi crecimiento tanto académico como humano.

Mi más profundo agradecimiento a Tante Susy, cuyo amor y apoyo incondicional me han ayudado a crecer espiritualmente.

A Pilar por ser un ejemplo de honestidad, fortaleza y lealtad, gracias.

Ana O. y Ma Lenk que siempre han estado en los momentos indicados para dar su cariño de tías y me ha hecho salir adelante en momentos difíciles.

Agradezco infinitamente el apoyo de Laura Marquez en la realización de este trabajo así como su invaluable amistad.

A Roxana y Ardilla por coincidir como hermanas en el aquí y ahora.

Con cariño a Bibi y María cuya hermandad es insuperable.

A las Fernández por el apoyo incondicional en momentos de histeria.

Al apoyo de las “BAB’s” Normita, Ladd, Oly, Ivy, Ody, Glo, Dinorah, Ana Elia, Tania, Rosy Haydee Bety y a la queridísima Prian por sus porras y apoyo. A Lupita Aguilar con mucho cariño.

Con cariño a Nico y Careen , Gaby y Ofo , Paty y Juanelo así como Magui y Pancho y por su paciencia y comprensión.

Para Mary y Toño con todo mi cariño agradeciendo su guía en momentos complicados.

A Chabelita, Lolita, Susy, Ale, Silvia, Oralia, Nayade, Ivonne, Pilar, y la Yuyi por compartir conmigo su cariño y amistad.

A Alicecat (Alicia) gracias por tu apoyo y amistad.

Este trabajo no se hubiera podido realizar sin la intervención de la Dra. Carmen Hernández cuyo oportuno aviso hizo posible la reintegración del trabajo de tesis. Carmen mil gracias por tu guía, orientación, apoyo, comentarios y sugerencias para la elaboración de este trabajo los cuales fueron fundamentales para el desarrollo y culminación del mismo.

Dedico este trabajo a los siguientes “sobrinos” para que le echen ganas y no se atoren en la vida. Con cariño para Jaffet, Daniela, Mariana, Carolina, Magui y los recién llegados, Mirko y Ofito.

Y por último para el Tian con todo mi cariño y amor deseando que logre siempre sus metas.

A La Nena y Monini.

Mil gracias a todos los que han participado de alguna manera en este proyecto.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
CAPÍTULO I TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA	
Efectúe una síntesis de la historia de la clasificación del Infraorden Anomura y analice el sistema jerárquico que actualmente se usa dentro de la organización taxonómica de este grupo	5
Dentro del Orden Decapoda los Anomuros se pueden considerar como un grupo monofilético? Discuta las principales ideas que se tienen sobre la filogenia de este infraorden	8
CAPÍTULO II ECOFISIOLOGÍA	
¿Cuáles son las principales adaptaciones bioquímicas, fisiológicas, morfo-funcionales y conductuales de los crustáceos (con énfasis a los Paguroideos) en ambientes lagunares-estuarinos?	10
CAPÍTULO III ECOLOGÍA	
Discuta y ejemplifique con especies contrastantes y representantes de los Paguroideos considerando: Ciclo de vida y los principales parámetros bióticos y abióticos que influyen en su abundancia y distribución	14
Discuta el papel de la vegetación acuática, haciendo énfasis en las algas, de la depredación y de la exclusión competitiva (siendo el recurso en este caso la disponibilidad de conchas adecuadas) como mecanismos que permiten crear y/o mantener la diversidad biológica de cangrejos ermitaños en los ecosistemas lagunares tropicales como Laguna de Términos y analizar el efecto de la basura y los desechos humanos sobre la diversidad en el ecosistema costero	17
¿Cuál es la importancia biológica, ecológica y económica de la Superfamilia Paguroidea, a nivel nacional, regional y local (Laguna de Términos)?	22
CAPÍTULO IV BIOGEOGRAFÍA	
Explicar la historia geológica de América central y sur de México y su influencia sobre la distribución de la superfamilia Paguroidea	24
Explicar la zoogeografía de la superfamilia Paguroidea	25
¿Qué especies de las familias Diogenidae y Paguridae se han citado para la porción mexicana del Golfo de México? Analice la distribución geográfica de dichas especies y discuta su afinidad con alguno de los componentes zoogeográficos que han sido descritos para el Atlántico americano	26

CAPÍTULO V EVOLUCIÓN

Explicar el proceso de la tanatocresis y cuál es la importancia para la superfamilia Paguroidea desde el punto de vista evolutivo	29
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIÓN	38
PERSPECTIVAS GENERALES	40
LITERATURA CITADA	41
ANEXOS	48
Tabla 1. Especies Contrastantes	49
Tabla 2. Relación de la Familia Diogenidae con sustrato, vegetación y concha de molusco	50
Tabla 3. Relación de la Familia Paguridae con sustrato, vegetación y concha de molusco	51
Tabla 4. Afinidad zoogeográfica de la familia Diogenidae	53
Tabla 5. Afinidad zoogeográfica de la familia Paguridae	53
Tabla 6. Distribución zoogeográfica de la familia Diogenidae	54
Tabla 7. Distribución zoogeográfica de la familia Paguridae	55
Gráfica 1. Distribución zoogeográfica de la familia Diogenidae	52
Grafica 2. Distribución zoogeográfica de la familia Paguridae	52

RESUMEN

Los Paguroideos son decápodos pertenecientes al Infraorden Anomura caracterizados por presentar abdomen plano, blando y poco calcificado. Habita, la mayoría, en conchas de molusco. La Superfamilia Paguroidea, está conformada por seis familias: Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae, Lithodidae y Pylochelidae. Viven en ambientes marinos, estuarinos, intermareales y terrestres, para llegar a esta diversificación tuvieron que pasar millones de años en donde las adaptaciones fisiológicas, bioquímicas y conductuales favorecieron el establecimiento exitoso de estos individuos en habitats tan diversos. Debido a que la mayoría de los cangrejos ermitaños son herbívoros, su función dentro de los ecosistemas lagunares tropicales es fundamental para mantener la diversidad ya que su desempeño como ramoneadores es determinante permitiendo la formación de claros favoreciendo el reclutamiento de nuevas especies vegetales. La selección de concha dependerá de la plasticidad que presente cada especie en el momento de su adquisición sin embargo, las preferencias individuales están relacionadas con la forma, talla y color, que brindan al ermitaño protección y capacidad para sobrevivir. En la Laguna de Términos se registraron seis especies de Paguroideos tres pertenecientes a la Familia Diogenidae (*Clibanarius vittatus*, *Paguristes tortugae*, *Paguristes hernancortezii*) y tres a la Paguridae (*Pagurus longicarpus*, *Pagurus criniticornis*, *Pagurus maclaughlinae*), las cuales prefirieron en su mayoría conchas de tipo turrizada. La familia Diogenidae presento una marcada preferencia hacia la Provincia Caribeña. La dependencia de los Paguroideos por las conchas comenzó aproximadamente hace 150 millones de años estableciendo así una relación de tanatocresis

INTRODUCCIÓN

Dentro del Orden Crustacea, los Paguroideos se caracterizan por habitar, la mayoría de ellos, adentro de una concha vacía de gasterópodo. Estos organismos pertenecen al Infraorden Anomura los cuales se distinguen por tener el abdomen blando así como los apéndices ambulatorios modificados. Desde las primeras clasificaciones como las de Aristóteles, la ubicación taxonómica de estos organismos quedó bien definida y fueron los mismos griegos quienes los llamaron Pagurus. El estatus filogenético de este grupo ha sido objeto de revisiones y reacomodos desde principios de siglo XX hasta la clasificación más reciente de Martin y Davis (2001). Dentro de los primeros estudios morfológicos se encuentran los de Koltzoff (1906) quien basa la filogenia de estos organismos respaldada por la estructura del espermatozoide. McLaughlin (1983b) propone un origen monofilético para estos crustáceos basándose solamente en estructuras morfológicas, sin embargo, los estudios moleculares efectuados posteriormente por Richter y Scholtz (1994) determinaron que los anomuros no presentan un origen monofilético.

La superfamilia Paguroidea se encuentra representada por seis familias Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae, Pylojacquesidae y Polychelidae distribuidas en todas las latitudes siendo la mayoría marinos, sin embargo un gran número de especies se han adaptado a hábitats estuarinos y terrestres. Para poder establecerse en ambientes tan diversos, estos organismos han venido presentando modificaciones y cambios tanto estructurales como conductuales, ejemplo de esto son las adaptaciones bioquímicas las cuales han sido fundamentales para regular la presión osmótica y las de índole fisiológico que tienen que ver con el gasto energético tanto para la adquisición como para el transporte de la concha (Briffa y Elwood, 2005a). Por otro lado, las adaptaciones morfológicas como la reducción del rostro y el abdomen blando y enroscado son producto de millones de años de evolución permitiendo que estos crustáceos presenten una gran capacidad adaptativa. Las adaptaciones conductuales han sido las más estudiadas, principalmente las relacionadas con la adquisición de concha, ya que la sobrevivencia del cangrejo ermitaño dependerá de la elección favorable de la concha de gasterópodo pues ésta será su refugio y lo protegerá de la desecación, los depredadores, y favorecerá tanto el crecimiento del cangrejo como la producción de huevos en las hembras.

Los ciclos de vida de los cangrejos ermitaños en zonas templadas – tropicales son muy similares, la eclosión se lleva a cabo en un cuerpo de agua estuarino y el desarrollo larval en mar abierto, sin embargo, los estudios de Harvey (1996) demuestran que si el estadio juvenil

del Paguroideo no encuentra una concha adecuada, el organismo puede retrasar su madurez. Existe una relación entre los parámetros ambientales y la distribución de los organismos. La presencia de cangrejos ermitaños en las lagunas costeras está restringida por factores abióticos principalmente temperatura, oxígeno disuelto y salinidad, que junto con el tipo de sustrato y vegetación sumergida, determinaran el establecimiento de estos cangrejos. Tanto las macroalgas como las fanerógamas acuáticas les brindan protección contra la depredación, por lo tanto mientras mayor sea la cobertura vegetal, mayor será la posibilidad de ocultarse de sus depredadores (Orth *et al.*, 1984).

Debido a que la mayoría de los Paguriodeos son consumidores primarios, su desempeño dentro de la comunidad es relevante ya sea como filtradores o ramoneadores estos últimos tienen una función determinante en la comunidad ya que dejan claros sobre el sustrato lo que permite el reclutamiento de especies vegetales incrementando la diversidad vegetal.

La conducta para la obtención de las conchas varía en algunas especies de Paguroideos, sin embargo, el propósito de la concha es el mismo: evitar la depredación, desecación, incrementar (en las hembras) la capacidad de mayor producción de huevos. Turra y Leite (2003) mencionan que la selección de concha está inducida por el hábitat y por experiencias pasadas, demostraron que la forma de la concha obtenida varía de una especie a otra, y depende de las necesidades del cangrejo, ya que influye en la morfología y crecimiento del mismo. Abrams (1980) reporta que al haber un incremento en la cantidad de conchas disponibles hay un aumento en la población de Paguroideos. Por otro lado, si se considera que la concha es el recurso limitante, lo que se genera es que la población de ermitaños esté restringida a la disponibilidad de conchas con lo que se incrementa la disputa por la obtención de la misma. En este caso, los cangrejos con mayor agilidad para obtener la concha forzarán al cangrejo perdedor a habitar otra especie de molusco, creando así un espacio y una oportunidad para la utilización de conchas diferentes. La distribución espacial de las conchas es otro factor importante, ya que obliga a los cangrejos a migrar a zonas donde la disponibilidad de conchas es mayor.

Un factor de riesgo para la comunidad de cangrejos ermitaños es la contaminación, principalmente de sólidos ya que en muchos casos utilizan plásticos o latas como refugio y los riesgos son muy grandes ocasionando la muerte ya sea por envenenamiento, asfixia ó inanición (Barnes, 2001).

Un factor determinante en el establecimiento de los organismos en la costa Atlántica del continente americano y el cual influyó de manera importante en la distribución actual de muchas especies fue la emersión de Centroamérica, cuya paulatina formación produjo cambios en la dinámica de las corrientes marinas modificando la dispersión de las larvas de muchos crustáceos y llevando éstas a lugares más lejanos. Este proceso geológico produjo la formación de sustrato calcáreo formando barreras geográficas y abióticas, como cambios en las salinidades y temperaturas del agua lo que favoreció el establecimiento de nuevas especies (Denyer, *et al.*, 2000). Estos organismos estarían separados y se ubicarían en lo que Boschi determinó como provincias zoogeográficas.

Dentro de los Paguroideos, las familias Diogenidae y Paguridae que habitan la porción mexicana del Golfo de México tienden a ubicarse en las provincias Carolineana, Texana y Caribeña. La afinidad zoogeográfica de estas especies (49 citadas en la literatura) estará determinada por las características intrínsecas de cada provincia (Boschi, 2000).

El momento en el cual los cangrejos ermitaños empezaron a habitar las conchas de gasterópodos no se ha precisado con claridad, sin embargo, las investigaciones realizadas al respecto proponen que este proceso ha sido recurrente en varias familias de Paguroideos ya que la evolución de esta superfamilia es un claro ejemplo de carcinización. Sin embargo, el proceso de tanatocresis ha sido determinante para la evolución de esta superfamilia.

CAPITULO I Taxonomía y sistemática

Dentro del orden Decapoda, el Infraorden Anomura se caracteriza por incluir a organismos que presentan un abdomen plano y poco calcificado. La Superfamilia Paguroidea pertenece a este infraorden y está formada por seis familias: Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae, Pylojacquesidae y Pylochelidae.

Efectúe una síntesis de la historia de la clasificación del Infraorden Anomura y analice el sistema jerárquico que actualmente se usa dentro de la organización taxonómica de este grupo.

El estatus taxonómico del Infraorden Anomura no ha tenido cambios significativos en cuanto a su posición. Dentro de este Infraorden resaltan los Paguroideos caracterizados, algunos de ellos por estar asociados siempre a la concha de un gasterópodo. Desde la época de los griegos los cangrejos ermitaños se han clasificado dentro de los Malacostraca, claramente separados de otros grupos de invertebrados marinos como los moluscos o equinodermos. Desde las primeras clasificaciones se les consideró como cangrejos a los cuales ya se les denominaba "Pagourus". Con la reestructuración y acomodo elaborado por Linneo se ubican junto con los májidos y las esquilas ya en un grupo bien diferenciado como organismos marinos.

Entre 1800 y 1900 varios naturalistas europeos y norteamericanos tratan de reorganizar a la Clase Crustacea, apoyados en los datos morfológicos aportados por Savigny en 1816 quien fundamenta la separación de la Clase Crustacea de la Insecta basándose en la estructura bucal de ambos grupos. MacLeay (1838), reconoce claramente a la Sección Anomura como el grupo de organismos que presentan un abdomen diferente a los Palinura (langostas), generalmente blando o doblado sobre sí mismo, con las pleuras pequeñas o ausentes, la cola en abanico frecuentemente reducida y el caparazón no se encuentra fusionado con el epistoma.

Latreille (1816) elabora una clasificación para el Infraorden Anomura donde incluye a las familias Hippidae, Paguridae y Galatheidae. Posteriormente Milne Edwards (1837) reestructura la clasificación representada por las familias Dromiidae, Homolidae, Lithodidae, Raninidae, Porcellanidae, Hippidae y Paguridae donde la familia Galatheidae queda excluida. Milne Edwards y Bouvier (1894) elaboran una clasificación para los galateidos donde incluyen a las familias Porcellanidae, Aegidae, Galatheidae y Chirostylidae. Borradaile (1916) propone a los anomuros como un taxón monofilético y Calman (1909), en su clasificación de la Clase

Crustacea incluye en esta Sección del Suborden Reptantia a las tribus Galatheaidea, Thalassinidea, Paguroidea e Hippidea. Este arreglo jerárquico de los crustáceos se usó por más de medio siglo. Bouvier (1949) excluye a los talasínidos de los Anomuros y su propuesta de clasificación reconoce a las familias Pylochelidae, Paguridae, Diogenidae, Lomisidae y Lithodidae.

En 1963, Burkenroad sugiere la separación de los talasínidos del Infraorden Anomura, idea que se venía proponiendo desde la década de los 40's. A finales de los años 60's se elabora un recuento de los conocimientos adquiridos durante el siglo XX y entonces Moore y McCormick (1969) presentan un arreglo taxonómico retomando los problemas filogenéticos del Phylum Arthropoda basándose tanto en el origen como en la estructura, posición y funcionamiento de los apéndices locomotores y bucales. Esta propuesta es la base para la organización taxonómica actual de estos organismos. Para el Orden Decapoda, Glaessner (1969) se encarga de fundamentar una propuesta de clasificación para sus diferentes taxa, en ella el Infraorden Anomura incluye a las superfamilias Thalassinioidea, Paguroidea, Galatheaidea e Hippoidea.

A principios de los 80's se vuelve a efectuar una síntesis del conocimiento de los crustáceos y Bowman y Abele (1982) presentan su propuesta de la clasificación para el Phylum, Subphylum o Superclase Crustacea dando opciones al lector de seleccionar la categoría jerárquica con la que este más de acuerdo para este grupo de artrópodos, esto con el fin de no tomar una posición en cuanto al rango jerárquico en que debían ser ubicados los crustáceos, ya que en ese entonces había fuertes diferencias de opinión sobre las relaciones de parentesco entre los principales grupos de artrópodos, incluso si Arthropoda se debería considerar como un grupo mono o polifilético. En la organización del Orden Decapoda, separan a los Thalassinidea y a los Anomura en infraordenes distintos pero estrechamente relacionados. En cuanto a los anomuros siguen el esquema de Glaessner (1969), con cuatro superfamilias.

McLaughlin (1983a) remueve a la familia Lomisidae de los Paguroidea y los eleva a rango de Superfamilia. En este mismo año (1983b) publica sobre el origen polifilético de los cangrejos ermitaños con lo que deja abierta a discusión el estatus filogenético de este grupo. Con evidencia más reciente, McLaughlin y Holthuis (1985) excluyen a los talasínidos formando un infraorden aparte, volviéndose a reestructurar el infraorden como actualmente se conoce con cuatro superfamilias: Lomisoidea, Hippoidea, Galatheaidea, y Paguroidea.

La única discusión relevante sobre este Infraorden se ha dado en relación a la terminología para nombrar a estos organismos anómala o anomura, dicha discusión se presentó por la

postura de McLaughlin (1985) quien sugirió retomar el nombre de Anomala para los anomuros teniendo como criterio que Anomala fue el primer nombre que se le otorgó al grupo donde se incluían las superfamilias Hippoidea, Galathoidea, Lomisoidea y Paguroidea. El primero en usar el nombre de Anomala fue Latreille en 1817 para nombrar a una de las cuatro divisiones de los malacostracos. Sin embargo, se prefirió dejar el nombre Anomura ya que era más reconocido.

Posteriormente, Martin y Davis (2001) elaboran una clasificación basada tanto en caracteres físicos como genéticos, ya que toman en cuenta la morfología de la larva, del esperma y bases moleculares para dicha clasificación. La última reestructuración que se ha hecho sobre la clasificación de los Anomuros es la propuesta por McLaughlin, *et al.* (2007) quienes apoyan su investigación basándose en un análisis cladístico quedando dicha clasificación de la siguiente manera:

Subfilo Crustacea

Clase Malacostraca

Subclase Eumalacostraca

Superorden Eucarida

Orden Decapoda

Suborden Pleocyemata

Infraorden Anomura

Superfamilia Paguroidea

Superfamilia Kiwaoidea

Superfamilia Lomisoidea

Superfamilia Galatheoidea

Superfamilia Aegloidea

Superfamilia Lithodoidea

Superfamilia Hippoidea

Dentro del orden Decapoda los Anomuros se pueden considerar un grupo monofilético. Discutir las principales ideas que se tienen sobre la filogenia del infraorden.

Los Anomuros, decápodos caracterizados por presentar abdomen blando, han sido objeto de numerosas revisiones debido, principalmente, a la posición de la familia Thalassinidae la cual ha sido excluida e incluida dentro de la superfamilia Paguroidea (Borradaile, 1906; Bouvier 1940; Glaessner, 1969; Bowman y Abele, 1982).

La discusión central de este grupo radica en los argumentos para considerar su origen, ya que algunos autores consideran al grupo monofilético y otros sustentan un origen polifilético. La mayoría de los estudios para determinar esta discusión se basan en características físicas, donde uno de los primeros trabajos fue el de Koltzoff (1906) quien establece la filogenia de este grupo apoyada en la estructura espermatozoidal, con base a este estudio los Paguroideos se denominaron *esperma erecta* debido a la posición superior y la forma alargada de la vesícula acrosomal.

MacDonald *et al.* (1957) se basan en los resultados aportados por las larvas y sugieren que los Paguroideos representan actualmente dos líneas evolutivas diferentes que de manera independiente adoptaron a la concha del gasterópodo como habitat. Sus investigaciones aportan evidencia sobre la similitud de características entre las familias Coenobitidae, Diogenidae y Thalassinidae separándola de la Familia Paguroidea y proponen dos Superfamilias: la **Paguroidea** incluyendo a las familias Paguridae y Lithodidae, y la Superfamilia **Coenobitoidea** con las familias Coenobitidae, Diogenidae, Lomisidae, y Phylochelidae. Esta reestructuración se basó en las investigaciones de Pike y Williamson (1960) quienes encontraron características muy similares entre las larvas de diogénidos y galateidos sustentando evidencia de un posible origen polifilético. Sin embargo, Mclaughlin (1983b) no está convencida de los resultados de MacDonald y propone un origen monofilético para estos crustáceos basado en las características morfológicas de los adultos, y por lo tanto queda formando un grupo independiente de los talasinidos, los cuales estaban ligados a los Anomura por su parecido tanto en los estadios larvarios como en su morfología adulta. Se reestructura la Superfamilia Paguroidea compuesta por las familias Pylochelidae, Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae y Lithodidae. Posteriormente Forest (1987) acepta los argumentos de un origen monofilético para los cangrejos ermitaños, sugiere que las características morfológicas de Coenobitoideos y Paguroideos indican dos linajes evolutivos diferentes.

Tudge (1991) propone un origen monofilético solamente para las familias: Coenobitidae y Porcellanidae, así mismo sugiere un origen parafilético para las familias Chirostylidae, Galatheidae, Diogenidae y Paguridae. Posteriormente en 1992, elabora un estudio comparativo de la morfología de los espermatozoides de la superfamilia Paguroidea para comprobar las relaciones filogenéticas entre este grupo. Richter y Scholtz (1994) basan sus estudios moleculares en la secuencia del nucleótido 16sRNAr, establecen a los anomuros como un grupo no monofilético. Tudge (1997) publica una investigación en donde se toma como evidencia la morfología del espermatozoides y del espermatozoides reforzando la teoría de que los anomuros no son un grupo monofilético, basándose en la presencia de brazos microtubulares de origen citoplasmático. Posteriormente, Dixon *et al.* (2003) elaboran un análisis cladístico basado en la morfología externa, donde asocia a todos los anomuros concluyendo que no son un grupo monofilético.

Mclaughlin *et al.* (2007) elaboran una nueva clasificación basada en los resultados obtenidos en otro análisis cladístico, donde se propone la eliminación de la familia Lithodidae de la Superfamilia Paguroidea, promoviendo al grado de **Superfamilia Lithodoidea**, lo mismo sucede con las familias Aeglididae y Kiwaididae las cuales son removidas de la Superfamilia Galatheaidea para formar las **Superfamilias Aeglidoidea** y **Kiwaidoidea** reestructurando el infraorden Anomura con siete superfamilias.

De acuerdo con a lo anterior, se podría concluir que el origen del infraorden Anomura se encuentra en plena discusión y dependiendo del tipo de análisis que se efectúe, se han obtenido resultados que apoyan tanto la mono como la polifilia para este grupo de crustáceos decápodos. Al parecer con el estudio de Mclaughlin *et al.* (2007) se ha concluido que este infraorden es **monofilético**, pero hacia su organización interna las superfamilias **Paguroidea** y **Galatheaidea** resultaron ser **parafiléticas**. Es muy posible que en los siguientes años se continúe con estos cambios, hasta que las diferentes herramientas usadas (morfológicas, tanto somáticas como de ultraestructura espermatozoides, y moleculares), puedan ser combinadas y con ello alcanzar una conclusión consensada, que de soporte a una organización interna natural para los anomuros.

CAPÍTULO II ECOFISIOLOGÍA

Los integrantes de la superfamilia Paguroidea son marinos, estuarinos, intermareales y terrestres, por lo que se han adaptado a diversos cambios químicos y físicos para establecerse en estos hábitats. La transición favorable del medio acuático a terrestre requirió de numerosas adaptaciones fisiológicas las cuales son esenciales para sobrevivir. Por otro lado los procesos adaptativos tanto morfológicos como conductuales son el resultado de millones de años de evolución convirtiendo a este grupo en uno de los más exitosos en cuanto a la conquista de nichos.

Adaptaciones bioquímicas, fisiológicas, morfofuncionales y conductuales en ambientes lagunares estuarinos:

Adaptaciones Bioquímicas-Fisiológicas

Marinos. Los Paguroideos que habitan en ambientes marinos se caracterizan por ser osmoconformadores, estenohalinos, su excreción es más diluida que el medio, presentan membranas muy permeables, los fluidos del cuerpo se mantienen estables y su concentración iónica es isosmótica (Warner, 1977; Pequeux, 1995).

Estuarinos. Para poder establecerse en este ambiente donde el medio externo es más diluido tienden a mantener concentraciones internas estables. Los cangrejos ermitaños que aquí habitan son considerados hiperosmorreguladores, mantienen un estado hiperosmótico, son eurihalinos capaces de regular la composición iónica de su hemolinfa produciendo orina hiposmótica reduciendo así la pérdida de sales (Pequeux, 1995, Onken *et al.*, 2003).

Intermareales. También considerados hiperosmoreguladores, eurihalinos, sin embargo, en estos organismos la presencia de la concha es un factor determinante para la regulación y almacenamiento de líquidos durante las horas en que están expuestos a la desecación. Presentan membranas menos permeables, la eliminación de sales es regulada a través de las branquias y el epitelio, son amoniotéticos, además de presentar un gasto energético mayor debido a que eliminan orina hiposmótica (Warner, 1977). Presentan alta tolerancia a la pérdida de agua (Greenaway, 2003).

Terrestres. Hiperosmorreguladores, cutícula impermeable para evitar la desecación. Almacenan líquido en la concha, el cual, junto con los fluidos del cuerpo es hiposmótico para compensar al agua de mar, superficie dorsal del abdomen desarrollada para tener un mayor intercambio gaseoso, utilizan conchas grandes como reservorio de agua. Como mecanismo de

hidratación toman agua por la boca y la llevan al cuerpo para mantener así la humedad (Greenaway 2003). Algunos presentan un órgano respiratorio abdominal, branquias reducidas y modificadas para poder captar O₂, estados de hipoxia largos incrementando en el consumo de O₂ al aumentar la temperatura. Presentan mecanismos compensatorios de excreción, ya que secretan sales a través del epitelio (Greenaway, 2003). Presentan orina isosmótica. Pueden mudar, aparearse y ovopositar tanto en agua como en tierra (Péqueux, 1995).

Los Paguroideos se han podido diversificar en varios ambientes debido a las adaptaciones fisiológicas que los han llevado a conquistar diferentes hábitats. En un ambiente marino, las concentraciones tanto internas como externas son casi las mismas por lo que el medio es isosmótico y los cangrejos ermitaños que aquí habitan son osmoconformadores (Warner, 1977).

Sin embargo, los pagúridos que habitan en medios salobres/marinos presentan la mayor problemática ya que este ambiente es inestable y tienen que lidiar con cambios de salinidad. Estos organismos (osmoreguladores) se pueden establecer en dos grupos, los hiper-hiposmoreguladores (homeosmóticos) los cuales mantienen el medio interno constante pero esto conlleva a un gasto energético muy alto pues hay una continua entrada salida y entrada de iones (Na⁺ Cl⁻) como mecanismo para regular la concentración interna. Onken *et al.*, (2003) mencionan que algunos organismos tienen mecanismos de osmoregulación en la hemolinfa reduciendo el gradiente osmótico cuando la salinidad disminuye, haciendo que el sistema de excreción regule la salida de sales y cantidad de agua. El otro grupo de organismos son los hiperosmorreguladores los cuales también presentan un gasto energético pero en este caso es menor debido a que el medio interno varía no a la misma proporción que el medio externo. Ambos grupos presentan excreción amoniotélica y se pueden considerar eurihalinos ya que toleran rangos amplios de salinidad (Pequeux, 1995; Greenaway, 2003).

Los cangrejos ermitaños terrestres, presentan mayor estabilidad en cuanto a su medio, pero el gasto energético se incrementa a medida que pasan más tiempo alejados del agua o al elevarse la temperatura, lo que provoca un aumento en la tasa metabólica (Warner, 1977). Estos organismos han desarrollado mecanismos para contrarrestar la desecación como la retención de agua en sus cochas, el desarrollar un epitelio modificado para evitar la transpiración, mayor superficie branquial para la captación de oxígeno. Sus desechos son en forma de urea.

En cuanto al gasto energético para obtener la concha de molusco, Briffa y Elwood (2001) demuestran que en una pelea el consumo de oxígeno así como los niveles de lactato y

glucosa varían dependiendo si el cangrejo es el atacante pues este incrementa los niveles de lactato, baja los de glucosa y como consecuencia hay movilización de reservas de glucógeno aumentando a su vez los niveles de O₂, hasta llegar a la fatiga provocada por la falta de oxígeno. Young (1991) menciona que el restablecimiento del equilibrio osmótico después de la adquisición de la concha tarda aproximadamente 12 horas.

Adaptaciones morfofuncionales

Las adaptaciones morfofuncionales están relacionadas a la estructura características de los anomuros de tener el abdomen blando. Durante el proceso de carcinización se ha podido observar como los organismos de la superfamilia Paguroidea que dependen de conchas de molusco (Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae y Parapaguridae) han modificado estructuras para poder habitar dentro de las conchas (Cunningham *et. al.*, 1992). Las modificaciones estructurales que presentan estas familias han originado cambios graduales como el alargamiento del cefalotórax, la formación de un abdomen poco calcificado y reducido, cambios en la forma del caparazón, reducción del rostro, los apéndices abdominales se presentan hacia sólo un lado, elongación del abdomen para acomodarse dentro de la concha, reducción de 3 pares de patas ambulatorias y en las hembras reducción de pleópodos, quelas de mayor tamaño y generalmente asimétricas, presentan pérdida de calcio, exoesqueleto membranoso (McLaughlin y Lemaitre, 1997). La predeterminación genética relacionada con la asimetría del cuerpo brinda la posibilidad de que los ermitaños ocupen conchas tanto dextrógiras como levógiras (Tudge, 1992).

Adaptaciones conductuales

El éxito de los Paguroideos que habitan dentro de la concha de molusco se refleja en las adaptaciones conductuales que han favorecido la optimización de este recurso, el cual le ofrece al cangrejo protección contra los depredadores y la desecación actuando como un microhabitat. En los organismos intermareales y terrestres las conchas sirven como reservorios de agua que les permiten sobrevivir a cambios de temperatura y humedad extremos (Greenaway, 2003). La sobrevivencia del cangrejo dependerá de la adecuada elección de la concha, la cual adquieren por pelea o por la muerte del molusco (Briffa y Elwood, 2005 b). En relación con el tamaño de la concha y la producción de huevos se ha visto que mientras menor sea el tamaño de la concha menor será la cantidad de huevos

producidos por las hembras lo que modifica su conducta para tener varios periodos reproductivos, además los cangrejos que habitan conchas pequeñas crecen mucho más lento (Fotheringham, 1976). La cantidad de huevos producidos por las hembras estará determinada por el tamaño de concha y de su capacidad de almacenamiento (Wilber 1989). Aunque Pezzuti *et al.*, (2002) mencionan que la concha además de ser un recurso limitante regula de fecundidad, la cantidad de huevos dependerá también tanto de la especie como de la estrategia reproductiva de la misma. La mayoría de los cangrejos prefieren conchas más largas que pesadas ya que estas últimas incrementan el gasto energético (Briffa y Elwood, 2005a; Pessani y Tirelli, 2006).

En cuanto a los ermitaños terrestres, éstos presentan hábitos nocturnos para evitar la desecación. Otra adaptación ha sido la modificación de sus hábitos alimenticios ya que se alimenta de frutas, leguminosas, pastos, hierbas, hojas de manglar y es carroñero habita en madrigueras cercanas a la playa (Greenaway, 2003).

Por otro lado, los patrones de coloración de los Paguroideos son un factor determinante al momento de buscar pareja, o mimetizarse, muchos patrones de coloración están influidos por la dieta, sin embargo, muchos cangrejos son crípticos ocupando conchas con los mismos colores del sustrato lo que maximiza el éxito reproductivo (Pessani y Tirelli, 2006).

CAPÍTULO III ECOLOGÍA

Los ecosistemas lagunares tropicales como la Laguna de Términos, son considerados cuerpos de alta productividad producto de la vegetación sumergida, emergida y la alta tasa de producción primaria (Raz Guzman y De La Lanza, 1991). El tipo de sustrato así como la topografía determinarán el establecimiento de microhábitats, donde la vegetación acuática es fundamental para el establecimiento de muchas especies de invertebrados y peces ya que les brindan alimento, refugio y protección contra los depredadores (Orth *et al.*, 1984). Por otro lado, el papel que cumplen los cangrejos ermitaños en estos cuerpos de agua es determinante para el mantenimiento de la diversidad debido a que la mayoría de ellos son herbívoros y su papel como ramoneadores permite la formación de espacios libres de vegetación, favoreciendo el reclutamiento de nuevas especies vegetales.

Discutir y ejemplificar con especies contrastantes y representantes de los Paguroideos considerando: ciclo de vida y los principales factores bióticos y abióticos que influyen en su abundancia y distribución

La superfamilia Paguroidea está representada por 6 familias Coenobitidae, Pylojacquesidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae y Pylochelidae, caracterizada esta última por presentar un cuerpo simétrico a diferencia de las otras cinco familias donde las quelas tienden a ser asimétricas. El éxito de cada una de estas familias radica en la capacidad de adaptación que ha favorecido su establecimiento en habitats muy diferentes. Se elaboró un cuadro comparativo (**Tabla 1**) entre las familias Pylochelidae, Coenobitidae Diogenidae y Paguridae con el fin de establecer los parámetros tanto bióticos como abióticos que influyen en su distribución y abundancia. El hecho de tener una Superfamilia con una gama de organismos tan variada nos permite establecer que la flexibilidad que adquirieron estos individuos en el momento de su diversificación fue muy grande. A pesar de que todas las familias habitan en conchas de molusco, la conducta y hábitos que presentan son muy variados. La familia Pylochelidae (**Figura 1**), presenta un ciclo de vida totalmente marino, se encuentra distribuida en aguas templadas a cálidas y a profundidades que van desde los 2 hasta los 20 metros de profundidad. Se alimentan de detritus, pequeñas algas y pedazos de carne de sus presas, miden aproximadamente 2 pulgadas. Esta familia presenta un gran interés comercial debido a que muchas especies son utilizadas en acuarios como ornato, incluso en Hawaii existen criaderos para estos organismos (Hoover, 1997).

Las otras dos familias Paguridae y Diogenidae (**Figura 2 y 3**) presentan similitudes entre sí. Un ciclo de vida muy parecido en donde la eclosión se da en aguas estuarinas a salinidades bajas entre 18 y 22 ppm, sin embargo el desarrollo larvario es mar adentro (Johnson y Dennis, 2005). Las larvas de diogénidos y pagúridos eclosionan en temporada cálida (25°C a 30°C). El momento que la megalopa ya está formada empiezan a buscar una concha y si no encuentran la adecuada, pueden retrasar su último estadio postlarvario hasta encontrarla (Harvey, 1996). Habitan sobre algas y pastos marinos de donde se alimentan, algunos son carroñeros o filtradores, sus depredadores son peces y crustáceos, la abundancia se ve disminuida hacia el otoño cuando baja la salinidad (Bauer, 1985). Ambas familias comparten el hábitat estuarino, sin embargo los diogenidos, tienen algunos representantes intermareales y tienden hacia una vida solitaria a comparación de los pagúridos que en algunos casos presentan de vida gregaria (Gherardi y Vannini, 1989). Un factor determinante para estas familias es la disponibilidad de concha y la distribución espacial de cada especie dependerá de la cantidad de conchas disponibles para ser utilizadas (Bertness, 1981c).

Los organismos de la familia Coenobitidae (**Figura 4**) están adaptados a la vida terrestre con modificaciones sensoriales, respiratorias, excretoras y osmoreguladoras, las cuales han sido esenciales para la conquista de nichos desde la zona intermareal hasta kilómetros tierra adentro. Presenta hábitos alimenticios muy variados pero su dieta se basa en legumbres, semillas y frutos así como cadáveres de insectos. (Greenaway 2003).

El establecimiento de los Paguroideos dependerá de la salinidad, temperatura, oxígeno disuelto, así como el tipo de sustrato y la vegetación sumergida.

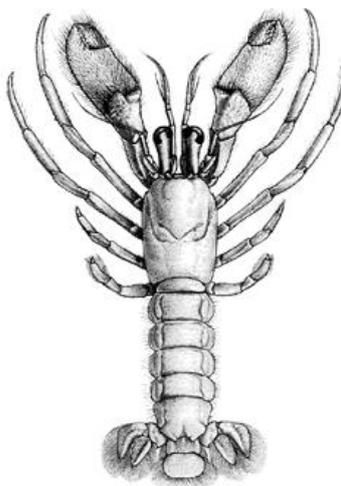


Figura 1. *Pylocheles* sp. (Familia Pylochelidae)



Figura 2. *Trizopagurus* sp. (Familia Diogenidae)



Figura 3. *Pagurus bermhardus*. (Familia Paguriidae)



Figura 4. *Coenobita* sp. (Familia Coenobitidae)

Discutir el papel de la vegetación acuática haciendo énfasis en las algas, de la depredación y de la exclusión competitiva (siendo en este caso la disponibilidad de conchas adecuadas) como mecanismos que permiten crear y/o mantener la diversidad biológica de los cangrejos ermitaños en los ecosistemas lagunares tropicales como la Laguna de Términos y analizar el efecto de la basura y los desechos humanos al ecosistema costero sobre la diversidad.

Vegetación acuática

Tanto las algas como los pastos marinos son de suma importancia en la dinámica de los ecosistemas lagunares tropicales ya que proveen refugio, crianza, alimento y estabilizan el sedimento (Heck y Wilson, 1987). La vegetación sumergida de estos ecosistemas está representada por especies microscópica como fitoplancton y microfitorobios, y macroscópicas como macroalgas, fanerógamas acuáticas y raíces de mangle.

La importancia de estos ecosistemas costeros radica en la heterogeneidad que presentan, la cual está dada por los factores abióticos como el tipo de sustrato, transparencia del agua, oxígeno disuelto, gradientes de salinidad y temperatura, y topografía, así como por la vegetación sumergida determinando el establecimiento de especies de moluscos, crustáceos y peces (Heck y Orth, 1980). Estos factores influyen en los patrones temporales de abundancia y productividad tanto de pastos marinos como de algas (Holmquist *et al.*, 1989; Ortega, 1995).

Por otro lado, la estructura arquitectónica de los pastos y macroalgas como su forma, grosor, y la superficie foliar favorecen la formación de microhábitats dando refugio a muchas especies de invertebrados y disminuyendo su vulnerabilidad a la depredación (Orth *et al.* 1984). La competencia por resguardo y alimento en las praderas de vegetación sumergida se da principalmente en los rizomas y hojas, preferidos por cangrejos ermitaños de talla pequeña (menores 5 cm.), carideos y moluscos (Virnstein, 1988).

La riqueza vegetal de las especies benthicas en la Laguna de Términos registrada por Ortega (1995), muestra en cuanto a las algas una dominancia de Rhodophyceae seguida de Chlorophyceae, Phaeophyceae, Cyanophyceae y Xanthophyceae, mientras que dentro de las fanerógamas acuáticas están *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme*, y *Halophyla aschersonii*.

En cuanto a la diversidad de Paguroideos en la Laguna de Términos, se tienen reportadas seis especies, tres para la familia Diogenidae:

- *Clibanarius vittatus*
- *Paguristes tortugae*
- *Paguristes hernancortezii*

tres para la Paguridae

- *Pagurus longicarpus*
- *Pagurus criniticornis*
- *Pagurus maclaughlinae*

La mayoría de las especies se encontraron en vegetación sumergida asociada a sustratos arenosos donde las algas predominan junto con las fanerógamas acuáticas. La mayor abundancia de pastos marinos, principalmente de *Thalassia testudinum* se localiza hacia la región noreste de la laguna donde se combinan con manchones de *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*, estas localidades presentan sustrato arenoso y salinidades fluctuantes entre los 25-30 ups (Raz- Guzman y de la Lanza, 1991; Ortega, 1995; Cepeda, 2005).

En las localidades con sustrato arenoso, vegetación sumergida pero salinidades menores (17-23 ups) la presencia de cangrejos ermitaños es casi nula. Los Paguroideos disminuyeron drásticamente hacia las localidades con sustrato de grano grueso o fragmentos de conchas en donde se presentaron manchones de *T. testudinum* con algas epífitas. En estas localidades, los organismos de la familia Diogenidae presentan una talla mayor (5-10 cm.).

Papel de la depredación

Para determinar el papel que tienen los cangrejos ermitaños como organismos reguladores en los sistemas lagunares tropicales, hay que considerar su tipo de alimentación, por un lado están los detritívoros, sin embargo los Paguridos herbívoros, tienen como principal alimento rodofitas, cianofitas y algas filamentosas (Elwood y Niel, 1992). La importancia de estos últimos radica en su actividad como ramoneadores podando el sustrato en donde habitan favoreciendo la formación de claros, lo que trae como consecuencia el establecimiento de especies vegetales nuevas (Lubchenko, 1978).

Tomando en cuenta el modelo de bottom-up (Menge *et al.*, 1997) el cual consiste en que la comunidad está regulada por los productores primarios, las algas estarían regulando la abundancia de ermitaños herbívoros, los cuales van a estar regulados a su vez por la

depredación directa de peces, moluscos y crustáceos mayores como jaibas. En caso de una disminución en la disponibilidad de alimento (algas y fanerógamas) la población de cangrejos ermitaños decrece y afectaría a los consumidores secundarios que se alimentan de Paguroideos.

La función que ejercen los cangrejos ermitaños cuyos hábitos alimenticios son carnívoros o carroñeros los ubica como depredadores tope en el modelo Top-down control (Mengue *et al.*, 1997).

Al tener los Paguroideos herbívoros depredadores especialistas, éstos se verían afectados indirectamente en caso de una disminución de algas o fanerógamas, ya que la población de sus presas disminuiría obligándolos a modificar sus hábitos alimenticios, sin embargo si éste depredador fuese generalista y eficiente, éste incrementaría su abundancia ya que tiene más opciones de alimento y por consiguiente se convierte en exitoso modificando la estructura de la comunidad (Duffy y Hay, 2000).

El éxito de un cangrejo ermitaño dependerá de la buena elección de la concha donde las características de ésta como talla, textura, peso, grosor, serán determinantes para su sobrevivencia. Heck y Wilson (1987) reportan que debido a que la mayoría de los ermitaños habitan en conchas de molusco, su depredación es menor en comparación con otros invertebrados marinos. Los estudios desarrollados por Buckley y Ebersole (1994) demostraron que conchas decoradas con parásitos son más vulnerables a la depredación. Así mismo, aquellos Paguridos que se encuentran sobre sustrato limo-arcilloso desprotegidos de vegetación son presa fácil de los depredadores, principalmente aves y jaibas (Virnstein, 1980; Bertness, 1982; Bauer, 1985).

Obtención de la concha de molusco.

La adquisición de la concha de molusco se da generalmente por dos vías, por intercambio con otros cangrejos o al encontrar un molusco herido o muerto (Pezzuti, 2002), sin embargo la selección de concha involucra preferencias individuales relacionadas con la forma, talla y color, que le van a brindar al ermitaño protección y capacidad para sobrevivir (Mantelatto *et al.*, 2007). Por otro lado, la preferencia en el uso de la concha estará determinada también por factores ambientales y la disponibilidad de ésta (Turra y Leite, 2003). Estudios realizados por Borjesson y Szelistowski (1989) encontraron que las conchas pequeñas son más

susceptibles a ser dañadas o destruidas por los depredadores que aquellas cuya estructura es alargada. Mantelatto *et al.*, (2007) mencionan que las conchas de mayor peso protegen mejor a los ermitaños contra la depredación, las corrientes de agua y del impacto de la abrasión de las olas.

La disponibilidad de concha es un factor limitante para algunas especies de cangrejos ermitaños ya que al disminuir ésta se ve afectada su abundancia. Dentro de los factores limitantes están la depredación de los moluscos, la tasa de desocupación por parte de otros ermitaños, así como la calidad de las conchas disponibles (Wilber, 1990a). Mantelatto y García (2002) comentan que los patrones de ocupación de conchas probablemente se encuentren influenciados por competencia tanto inter como intraespecífica. Así mismo, Mantelatto *et al.*, (2007) mencionan que los cangrejos ermitaños no necesariamente viven en las conchas que ellos prefieren, ya que la ocupación de éstas depende de la disponibilidad de los diferentes tipos de conchas.

Por otro lado, la plasticidad que presenta los pagúridos al momento de elegir concha favorecerá su supervivencia. La variación en el tipo de concha y los patrones de utilización pueden ser interpretados en términos de procesos evolutivos de selección y adaptación (Blackstone, 1984). Bertness (1981c) menciona que la flexibilidad que presentan algunas especies de ermitaños en cuanto a la obtención de concha de molusco amplía las preferencias del cangrejo por caracoles con estructuras diferentes favoreciendo la diversidad biológica de estos cangrejos.

En la Laguna de Términos se tienen registradas 136 especies de conchas de molusco (García-Cubas, 1982) de las cuales solo 19 especies (**14%**) fueron utilizadas por los Paguroideos. La mayoría de las conchas fueron de tamaño pequeño menores a 3 centímetros (**Tablas 2 y 3**).

En cuanto a los organismos de la familia Diogenidae, las tres especies reportadas *Clibanarius vittatus*, *Paguristes hernancortezii* y *Paguristes tortugae* presentaron el más alto porcentaje en la utilización de conchas tipo **cónico**, la cual se caracteriza por tener opérculo ancho y alargado (**Figura 5**).

Las tres especies de la familia Paguridae. *Pagurus longicarpus*, *Pagurus criniticornis*, y *Pagurus maclaughlinae* en su mayoría prefirieron conchas de tipo **turricado** las cuales se

caracterizan por ser menos pesadas y alargadas, lo que posiblemente les permita mayor movilidad sobre la vegetación acuática (Björn, 1994; Argüelles, 2004).

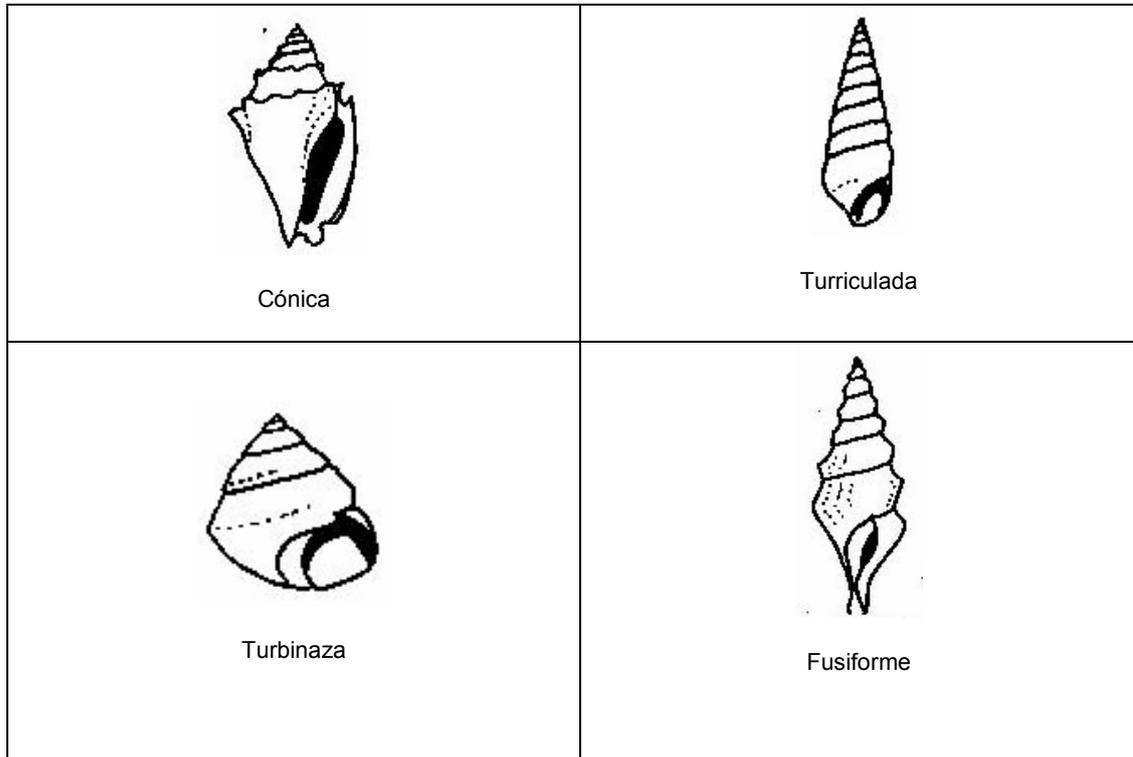


Figura 5. Formas de conchas de moluscos más empleadas por los Paguroideos.

Al ser *P. maclaughlinae* una especie de hábitos gregarios (Gherardi y Vannini, 1989), se presentaría una competencia intraespecífica para obtener la concha, sin embargo, esta se dará siempre y cuando la disponibilidad de caracoles sea reducida.

Al darse una competencia muy marcada hacia las conchas de tipo turricado (Turra y Leite, 2002; Argüelles, 2004), la escasez de este recurso podría promover que los Paguridos busquen otra opción de “casa” que, en muchos casos, no es la adecuada y podría poner en riesgo su vida (Bertness 1981a).

La presencia de especies de pagúridos en la Laguna de Términos puede deberse a la existencia de gran variedad de tipos de conchas, donde las de estructura cónica y turrizada favorecen el establecimiento de cangrejos ermitaños aportándoles protección y mayor estabilidad (Argüelles, 2004).

Efecto de la basura y desechos

Actualmente el efecto de la basura y los desechos humanos en los cuerpos de agua presentan un gran problema debido a los daños que impactan directamente a la fauna y a la flora. En los cuerpos lagunares este impacto es más notable ya que el material contaminante ha sido acarreado por los ríos kilómetros río arriba, por el viento o por tiraderos de basura que son acarreados a las playas. Barnes (2001) comenta que entre la basura más abundante se encuentran los plásticos (bolsas o botellas) los cuales son trampas para muchos organismos marinos. La basura depositada sobre las playas va a proveer a los cangrejos ermitaños de nuevos refugios, sin embargo los riesgos de estos animales al habitar otros espacios como latas o envases plásticos les podrían traer consecuencias como intoxicación o muerte de sus huevos, debido a la falta de higiene del contenedor.

Dentro de los desechos más abundantes en la Laguna de Términos se encuentran los originados principalmente por los asentamientos humanos, desechos agroquímicos y derivados de la industria pesquera como de la petrolera (Cepeda, 2005).

Importancia biológica, ecológica y económica de la Superfamilia Paguroidea a nivel nacional, regional y local, en la Laguna de Términos, Campeche.

Los cangrejos ermitaños carecen de interés comercial tanto nacional como regional, localmente son utilizados como carnada para la pesca de pulpo en las comunidades pesqueras del sureste mexicano (Cepeda, 2005). Sin embargo, el papel ecológico de éstos organismos es vital en la cadena alimenticia, ya que son en su mayoría consumidores primarios y constituyen el alimento de depredadores como otros crustáceos, peces, aves (Bertness, 1982).

Los hábitos alimenticios de los Paguroideos son muy diversos pues existen especies que son detritívoros, filtradores, carroñeros y herbívoros siendo estos últimos los que desempeñan un papel determinante como forrajeros principalmente de algas (Elwood y Neil, 1992).

Otra función que ejercen estos cangrejos es alimentarse de plantas epífitas, dejando libre la superficie de las hojas de la vegetación sumergida beneficiando a la planta y aumentando la superficie de fotosíntesis, por otro lado, son capaces de limpiar grandes cantidades de sustrato cubierto por las algas, favoreciendo espacios vacíos lo que permite la recolonización de especies anteriormente establecidas así como el establecimiento de nuevas especies vegetales (Lubchenko, 1978; Heck y Orth, 1983).

Debido a que algunas familias de Paguroideos son consumidores secundarios, su desempeño dentro de la cadena alimenticia es importante ya que regulará el crecimiento de poblaciones moluscos, y pequeños crustáceos ayudando a mantener el equilibrio en la población.

Por otro lado, existen algunos países como Estados Unidos, España, Chile y Argentina, donde el interés comercial de los cangrejos ermitaños es muy alto. Son utilizados como ornato en peceras de agua salada y el precio varía desde 10 hasta 340 Euros (Fenner, 2007).

CAPITULO IV BIOGEOGRAFÍA

El proceso de formación de Centroamérica trajo como consecuencia cambios radicales en la distribución faunística de los océanos, muchas especies se vieron favorecidas por el cierre de este corredor, al cambiar el rumbo de corrientes y permitiendo así una mayor dispersión de sus larvas. Por otro lado, la formación de un suelo rico en carbonatos, profundidades someras y temperaturas oscilantes entre 22°C a 30°C en promedio favoreció el establecimiento de nuevas especies tanto de plantas como de animales determinando barreras que posteriormente establecerían afinidades y provincias zoogeográficas. De igual manera, la emersión de las Penínsulas de Florida y Yucatán fueron factores importantes que influyeron tanto en las rutas migratorias como en el establecimiento de muchos organismos del Atlántico occidental.

Explicar la historia geológica de América Central y sur de México y su influencia sobre la distribución de la superfamilia Paguroidea.

Explica la zoogeografía de la superfamilia Paguroidea.

La deriva continental da comienzo en el periodo Triásico, junto con este evento se tienen los primeros registros fósiles de Paguroideos. No existe evidencia previa de su aparición debido a su débil estructura corpórea que imposibilitó su fosilización (Moore y McCormick, 1969).

Los registros indican que los anomuros se derivan de los reptantia primitivos. Bouvier (1917) (en Moore y McCormick, 1969) los menciona como una rama de los astácidos y palinúridos (langostas). Sin embargo, Balss (1924) los ubica como los descendientes de los talasínidos actuales apoyándose en un fósil de Glypheoidea, encontrado en el Mioceno (Moore, 1969).

A principios del Periodo Jurásico, América del Sur se encontraba unida a África formando el continente de Gondwana, América del Norte estaba fusionada al Norte de Europa formando Laurasia y como resultado de la deriva continental, empezaron a disgregarse en varias placas tectónicas. Durante este periodo, las características climáticas del planeta presentaron un clima cálido templado lo que favoreció la diversificación de vida marina (Briggs, 2006). La mayoría de especies de decápodos (incluidos los Paguroideos) tuvieron su expansión durante el Cretácico y Terciario (Schweitzer, 2001).

Las masas continentales que formaron América del Norte y del Sur se encontraban separadas por el mar de Tethys, el cual formaba un puente entre Europa y el Indo Pacífico. Schweitzer (2001) reconoció a cuatro provincias zoogeográficas durante este periodo

(Pacífico Norte, Indo-Pacífico, Polo Norte y de Tethys). Previo a la formación de América Central, los registros fósiles presentan una gran diversificación de pagúridos en todos los mares del planeta (Glaessner, 1969).

Formación de Centroamérica

Durante el Cretácico tardío, se formó una cadena de islas que sirvieron de puente para la intercomunicación de flora y fauna. Estas islas migraron hacia el este y formaron las Antillas. Posteriormente, hace 13.5 millones de años se formó otro arco de islas originadas por un fenómeno de subducción de la placa del Caribe. Más tarde, en el Eoceno superior, se producen levantamientos que van a modificar la orografía de la zona, empiezan a emerger partes de tierra aumentando las áreas someras entre las islas lo que produce un cambio de un ambiente marino a uno continental con extensas plataformas carbonatadas (Graham, 2003). Hay un incremento en la actividad volcánica por lo que esta zona es considerada como una zona de corteza terrestre inestable lo que conlleva a que en el Plioceno haya un cierre total de América Central (Denyer *et al.* 2000).

Al emerger Centroamérica, se establecieron cambios de salinidad, temperatura y corrientes, los cuales fueron determinantes para la distribución actual de muchos organismos acuáticos. Previo a este acontecimiento, existía una Corriente Ecuatorial que circulaba del Atlántico hacia el Pacífico, al momento de quedar bloqueado el paso de agua, surgieron transformaciones que cambiarían definitivamente el panorama no sólo de América, sino de todo el planeta. Al haber un desvío de la corriente Atlántica hacia el norte se originó la Corriente del Golfo de México, que aportaba agua fría al norte y mantiene congelados a los polos. Al mismo tiempo hubo un incremento en la humedad atmosférica provocando nevadas en Siberia produciendo una baja en la salinidad y nevadas muy intensas (Coates, *et al.*, 2003).

Por otro lado, un factor que favoreció el aislamiento de algunos organismos en el Golfo de México pudo ser la aparición tardía de las penínsulas de Florida y Yucatán, las cuales modificaron las corrientes y dejaron “encerrados” a los arrecifes de Veracruz creando así microhabitats y lugares de refugio para especies caribeña (Denyer *et al.*, 2000). Al consolidarse Centroamérica, se establecieron dos sistemas marinos muy diferentes, el del Pacífico Este y el Caribe. Este aislamiento geográfico produjo la formación tanto de especies hermanas como de procesos de divergencia y especiación (Briggs, 2006), teniendo como resultado una expansión y colonización de los pagúridos.

Qué especies de las familias Diogenidae y Paguridae se han citado para la porción mexicana del Golfo de México. Analice la distribución geográfica de dichas especies y discuta su afinidad con alguno de los componentes zoogeográficos que han sido descritos para el Atlántico Americano.

Para el Golfo de México se tiene reportado hasta la fechas un total de 49 especies de la superfamilia Paguroidea (Abele y Kim 1986, Florido y Peralta 1991, Valdés 2002, Argüelles 2004, Ayón 2008). De las cuales 25 corresponden a la familia Diogenidae y las otras 24 a la familia Paguridae, (**Tablas 3 y 4**), (**Gráficas 1 y 2**).

Familia Diogenidae

De las 25 especies de la familia Diogenidae, dos presentan una distribución euritópica (*Dardanus fucosus* y *Dardanus insignis*). Se encontró una sola especie para cada una de las siguientes provincias: Carolineana, Texana y Brasileña. Para la Caribeña se tienen registradas siete especies. Los registros sobre la distribución de las 12 restantes indican un solapamiento de provincias en donde la distribución caribeño-brasileña presenta 7 especies, seguida por la Caribeña-Carolinana con tres, Texana-Carolineana con una y Texana-Caribeña con una especie. Los resultados anteriores indican un alto porcentaje de especies (72%) con afinidad al componente caribeño.

Familia Paguridae

La familia Paguridae estuvo representada por 24 especies de las cuales se obtuvieron seis con distribución euritópica. Por provincia se encontraron para la Caribeña tres especies, dos para la Carolineana, y una tanto para la Texana como para la Brasileña. Las especies con afinidad Caribeño-Texano fueron seis, para la Carolineana-Caribeña dos y para la unión de las provincias Carolinana-Texana y Caribeña-Brasileña se registró sólo una especie para cada una.

El 26% de las especies de las familias Diogenidae y Paguridae, son afines a la provincia caribeño-texana que se caracteriza por sustratos ricos en materia orgánica. Ambas familias presentan un representante restringido a la provincia Texana, y cada una presenta extensión de intervalo para una especie perteneciente a provincia Brasileña. Del total de las 49 especies, la mayor afinidad a una provincia se obtuvo para la Caribeña con 12 especies (21.3%) cuyo sustrato es carbonatado. De las 8 especies de cangrejos ermitaños con distribución euritópica, el 80% pertenece a la familia Paguridae.

Raz-Guzman *et al.* (2004), mencionan que la distribución de la fauna de anomuros se debe a factores geológicos y tectónicos, así como a la influencia de las corrientes marinas que transportan las larvas y favorecen el establecimiento de estos organismos sobre un sustrato adecuado.

La distribución de los organismos dependerá tanto de factores ambientales como de la estabilidad de los ecosistemas, aunado a esto para determinar el establecimiento de un organismo también se tiene que tomar en cuenta otros factores como el tipo de sustrato, disponibilidad de concha, disposición de alimento, y las relaciones interespecíficas (Boschi 2000).

Un factor determinante para la distribución de estas especies es el tipo de desarrollo larvario ya que los intervalos de temperatura, salinidad y el sentido de las corrientes favorecen su dispersión.

Los resultados obtenidos para ambas familias muestran una mayor afinidad con la provincia Caribeña, siendo la familia Diogenidae la que presenta un mayor número de especies en esta zona. Sin embargo, la diferencia más marcada es en cuanto a la asociación con la provincia Texana, ya que la familia Diogenidae obtuvo sólo un 12% en comparación con la familia Paguridae con un 35% de asociación. Esto pudo darse posiblemente a la emersión de la Península de Florida la cual formó una barrera, que pudo modificar la corriente que entra al Golfo de México favoreciendo así la dispersión de especies en esta zona.

Dentro de la familia Diogenidae, las especies *Dardanus fucosus* y *Petrochirus diogenes* presentan la mayor adaptabilidad a los diferentes tipos sustratos así como de salinidades, son organismos que habitan profundidades desde 140 metros (Rodríguez y Zavala, 2005) hasta aguas someras e incluso hay registros para zonas intermareales.

En cuanto a la especie *Paguristes tenuirostris* se encuentra restringida al Golfo de México, no se tienen registros de esta especie para ningún otro lugar debido posiblemente a que esta especie está adaptada a un microclima y a ciertas tolerancias de salinidad o tipo de sustrato.

Podría suponerse que las especies que comparten las provincias Carlineana y Caribeña existían con anterioridad a la formación de América Central e incluso que tuvieran especies hermanas en el Pacífico y, posterior a la formación de esta barrera, dichas especies se vieron envueltas en las corrientes que fueron modificadas y de ahí posiblemente su distribución se amplió hasta expandirse hacia la región caribeña adaptándose incluso a cambios de salinidad,

temperatura y profundidad, ya que las aguas caribeñas son más cálidas. Por otro lado, las especies cuyo registro incluye la provincia Brasileña sugiere que los eventos pudieron ser parecidos ya que la corriente proveniente de Brasil se vio modificada y fueron arrastrados hacia el Caribe.

La mayoría de las especies se encuentran asociadas al componente Caribeño, lo cual indica que a partir de la formación geológica de esta zona, se pudieron haber dado las condiciones para el establecimiento de estos organismos (Lemaitre, 1984). Las condiciones climáticas así como el sustrato, aunado a la gran variabilidad de conchas y la abundancia de vegetación acuática, incrementaron la estabilidad del ecosistema provocando una mayor diversificación del grupo. Tomando en cuenta que la dispersión de ambas familias, aparentemente, estuvo influenciada por los mismos eventos geológicos, el hecho de que la mayoría de las especies reportadas para el Golfo de México tengan afinidad caribeña se puede deber al tipo de sustrato y condiciones de salinidad que favoreció el establecimiento de estos organismos.

De manera general, la familia Paguridae reportó un mayor número de especies (54%) con afinidad Texana-Caribeña, en comparación con la familia Diogenidae, la cual presentó una marcada tendencia hacia el componente Caribeño (84%). Esto nos indicaría que los pagúridos tienen predilección por hábitats con gran contenido de materia orgánica a diferencia de los diogénidos que presentan tendencias a zonas cuyo sustrato es calcáreo y en donde abundan las algas y las fanerógamas acuáticas.

Sin embargo, haciendo un análisis de las 49 especies reportadas para el Golfo de México mexicano, el comportamiento se invierte ya que de las 25 especies de la familia **Diogenidae** (**Tabla 5**) registradas, 9 se encuentran distribuidas en todo el Golfo pero sólo 7 están restringidas hacia la zona norte y las otras 9 se han reportado para la zona sureste. En comparación con las 24 especies de la familia **Paguridae** (**Tabla 6**) donde 4 comparten distribución en todo el Golfo, otras 4 están restringidas hacia la región norte y el resto (15 especies) se localizan en la zona sur.

Con base a los resultados anteriores, la zona sur del Golfo de México podría considerarse un área con características de transición entre las provincias Texana y Caribeña, esta región caracterizada por aportes de materia orgánica provenientes de los ríos del sureste, así como por presentar manchones de arrecifes, podría favorecer la tendencia al establecimiento de un mayor número de organismos pertenecientes a la familia Paguridae ya que la familia Diogenidae si muestra una marcada tendencia para habitar sustratos calcáreos.

CAPÍTULO V EVOLUCIÓN

Explicar el proceso de tanatocresis y cuál es la importancia en la superfamilia Paguroidea desde el punto de vista evolutivo.

La tanatocresis es el aprovechamiento que realiza una especie de los restos, esqueletos ó cadáveres de otra especie con el fin de protegerse o servirse de ellos como herramienta. Es un beneficio unilateral no trófico (Sarmiento, 2001).

La diversificación de los decápodos para dar origen a los braquiuros (cangrejos verdaderos) y a los anomuros (cangrejos con abdomen blando) comenzó hace 320 millones de años (Morrison *et al.* 2001). El motivo por el cual los Paguroideos comenzaron a habitar dentro de las conchas de moluscos es incierto. Se han propuesto varias teorías al respecto, sin embargo las más probables son las que relacionan este proceso con el evento de carcinización.

Proceso de carcinización:

El proceso de carcinización o de convertirse en cangrejo verdadero es postulado como una hipótesis. Fue descrito por primera vez por Borradaile (1916) quien percibe el fenómeno como una transformación de un cangrejo ermitaño típico a uno con forma de cangrejo común. Muchos decápodos tienen estadíos larvarios que no coinciden con las características de adulto, y para convertirse en cangrejos verdaderos necesitan pasar por este proceso (McLaughlin y Lemaitre, 1997). Martin y Abele (1986) lo definen como un proceso independiente de convergencia evolutiva. Los únicos decápodos que aparentemente tienen esta tendencia son los anomuros y los braquiuros. Este proceso ha sido independiente en muchos linajes de cangrejos ermitaños

La dependencia de los Paguroideos por las conchas comenzó aproximadamente hace 150 millones de años. Las limitaciones que presentan para su desarrollo llevan un costo ya que presentan descalcificación del abdomen y tanto su crecimiento como la producción de huevos está condicionado al tamaño de la concha (Morrison *et al.*, 2001).

Para algunas familias de anomuros el haber habitado en una concha de molusco posiblemente no favoreció su evolución y modificaron su morfología para volverse anomuros con forma de cangrejo verdadero, ejemplo de esto son los organismos pertenecientes a la Superfamilia Lythodoidea, en donde estudios fósiles han revelado que este cangrejo dejó de vivir dentro de las conchas hace 13 a 25 millones de años (Cunningham *et al.*, 1992). Otro ejemplo es el

cangrejo *Birgus latro* el cual habita conchas de gasterópodo sólo en su estadio juvenil (Reese y Kinsie, 1968).

Desde el punto de vista evolutivo, el proceso de tanatocresis ha sido fundamental para el infraorden Anomura principalmente para los integrantes de la Superfamilia Paguroidea ya que debido a esta asociación se pudieron diversificar por todos los mares, en algunos casos la relación pagurido-concha se volvió muy específica favoreciendo la utilización de conchas que les brindaron protección y con esto se facilitó su dispersión y especiación.

DISCUSIÓN

TAXONÓMICA-SISTEMÁTICA

El primer problema sobre la sistemática de los anomuros se suscitó con la ubicación taxonómica de los talisínidos, a partir de los argumentos de Burkenroad (1963) queda separado del Infraorden Anomura. Sin embargo MacDonald (1957) ha encontrado características muy parecidas entre las larvas de talasínidos y diogénidos.

La posición taxonómica de la Superfamilia Paguroidea ha variado debido, principalmente, a las discusiones sobre si son un grupo monofilético ó polifilético. Durante casi 50 años se manejaron los argumentos propuestos por Boradaille (1916) acerca de un origen monofilético. MacDonald (1957) analiza los procesos de desarrollo larvario de algunos Paguroideos donde, especies aparentemente diferentes, presentan estadíos larvarios muy parecidos producto de adaptaciones convergentes como las características compartidas por diogénidos y galateideos que pudieron haber evolucionado de grupos independientes. McLaughlin (1983) cuestiona el origen polifilético de los cangrejos ermitaños propuesto por MacDonald (1957) y elabora estudios morfológicos concluyendo que los cangrejos ermitaños son monofiléticos.

Para determinar cuál de las dos propuestas es la válida los estudios se han reforzado basándose principalmente en la morfología del esperma (Tudge, 1992a; Richter y Scholtz, 1994). Tudge (1997) argumenta que el uso de la ultraestructura espermatozoidal en taxonomía y filogenia está firmemente establecida como una vía para investigar las relaciones filogenéticas de varios Phyla. Basándose en sus resultados, sostiene que los Paguroideos son un grupo polifilético. Posteriormente Cunningham, *et al.*, (1992) y Morrison, *et al.*, (2001) elaboran sus investigaciones en sistemática molecular basándose en el ADN mitocondrial concluyen que los pagúridos están emparentados con los litódidos formando un grupo monofilético. Basados en este argumento, Martin y Davis (2001) elaboran una nueva clasificación de los anomuros.

McLaguhlin *et al.*, (2007), retoman los resultados de Tudge (1997b), Morrison, *et al.*, (2001) y Dixon *et al.* (2003) y elaboran una investigación basada en características morfológicas, moleculares y análisis cladístico. Se obtiene suficiente evidencia para considerar al Infraorden Anomura como un grupo **Monofilético**. Basados en los resultados obtenidos, proponen una reestructuración para Infraorden Anomura donde los litódidos forman un grupo diferente que se relaciona más con los Hippoidea que con los pagúridos. Por lo que, el Infraorden Anomura,

queda constituido por siete superfamilias y la Superfamilia Paguroidea por seis familias (McLaughlin, *et al.*, 2007). Se demuestra de manera más tangible el posible origen filogenético de esta superfamilia, que, desde siglos había tenido un constante reacomodo Latreille, (1816); Borradaile, (1916); Bouvier, (1949); Glaessner, (1969); Bowman y Abele, (1982); McLaughlin y Holthuis (1985). Las ventajas de este tipo de investigaciones dan pauta para establecer con mayor certeza los procesos de origen, especiación y diversificación, por lo que estudios de este tipo son de suma importancia para las investigaciones taxonómicas.

ECOFISIOLOGÍA

Existen procesos fisiológicos muy importantes que los Paguroideos tuvieron que desarrollar para contrarrestar las condiciones ambientales adversas tales como cambios drásticos de salinidad, temperatura y O₂ disuelto que se presentan en los ambientes donde estos crustáceos se distribuyen. En los organismos marinos las concentraciones iónicas son casi constantes, al igual que las fluctuaciones de temperatura y oxígeno disuelto, por lo que en este hábitat las condiciones de vida no son tan estresantes (Warner, 1977). Sin embargo, los cangrejos ermitaños de zonas estuarinas, intermareales y terrestres tuvieron que afrontar problemas de balance de agua, disponibilidad de oxígeno, variación de la salinidad, así como desecación (Péqueux, 1995). Para resolver estos problemas, los Paguroideos desarrollaron sistemas osmoreguladores eficientes para controlar los fluidos intracelulares, este tipo de estrategias es más marcado en organismos intermareales ya que son los más expuestos a los cambios de temperatura y salinidad, además de presentar órganos para excretar sal así como cámaras branquiales modificadas para funcionar como pulmones y así regular la obtención de O₂ que se presentan en los ambientes donde estos crustáceos se distribuyen. (Warner, 1977; Péqueux, 1995; Greenaway, 2003). Un factor importante para la conquista de medios semiterrestres y terrestres fue el engrosamiento del caparazón y una mayor agilidad para la locomoción, así como la adquisición de conchas más grandes para tener mayor reserva de agua (Greenaway, 2003). Todo lo anterior implica un incremento en el costo energético del cangrejo ermitaño, aunado a que en tierra los cuerpos se vuelven más pesados. Una manera de compensar este gasto es el elegir la concha adecuada ya que favorece la motilidad, influye en el número de huevos, en la fecundidad y por lo tanto en la sobrevivencia (Wilber, 1989).

En estudios realizados sobre el gasto energético con respecto a la obtención de concha se encontró que hay variables asociadas al metabolismo de los ermitaños que explican la preferencia hacia cierto tipo de conchas ligeras las cuales disminuirán el costo energético

gastado en su transportación (Briffa y Elwood, 2005a). Las conchas de tipo tunicada y fusiforme son las más utilizadas por los Paguroideos, éstos resultados coinciden con los observados en los cangrejos ermitaños de la Laguna de Términos, donde la mayoría de los Paguroideos de talla pequeña utilizan conchas muy ligeras favoreciendo una reducción en el gasto energético, la movilidad y la resistencia al arrastre, al mismo tiempo que las protege contra la depredación (Fotheringham, 1976; Wilber, 1990; Argüelles, 2004). El esfuerzo realizado por un Paguroideo en el proceso de adquisición de concha los ha vuelto específicos y las respuestas hormonales son las encargadas de regular las peleas. Briffa y Elwood (2001) mencionan que en una pelea, los dos oponentes escenifican actividades diferentes y esto puede deberse a una respuesta fisiológica. Todos estos resultados nos indican que las peleas por las conchas de gasterópodos están reguladas por respuestas tanto fisiológicas como conductuales.

El gasto energético es mayor en conchas decoradas, por lo que este tipo de conchas favorece la vulnerabilidad del cangrejo ya que en caso de pelea será el primero en ser derrotado (Pessani y Tirelli, 2006). Por otro lado, Turra y Leite (2003) menciona que la obtención de la concha está influenciada por experiencias anteriores, por lo que hay una plasticidad conductual como producto de la selección natural. Algunos Paguroideos presentan comportamiento gregario, esta conducta posiblemente favorezca la protección, cuidado y cercanía en el momento de adquirir concha nueva (Gehardi y Vannini, 1989).

ECOLOGÍA

El papel que desempeñan los Paguroideos como forrajeros alimentándose de epífitas y otras especies vegetales estimula la formación de nuevos espacios para el establecimiento de otras especies vegetales (Virnstein, 1988) debido a esto, la función que tienen dentro de su microhábitat es fundamental para la regeneración de la vegetación sumergida incrementando la heterogeneidad del hábitat.

Tomando en cuenta los modelos bottom-up y top down citados por Menge (2000) el desempeño de los cangrejos ermitaños es fundamental en la dinámica de los ecosistemas estuarinos, su función como consumidores primarios (ramoneadores) es determinante para incrementar la diversidad vegetal de la comunidad, despejando el sustrato para el establecimiento de nuevas especies vegetales. Por otra parte, el papel que desempeñan como depredadores favorece las interacciones competitivas que se llevan a cabo en estos ecosistemas determinaran la riqueza específica de la zona.

Por otro lado, la distribución tanto espacial como temporal de los Paguroideos dependerá básicamente de la topografía y la vegetación sumergida, la cual formará microhabitats (Bertness, 1981b). Los patrones de distribución de los Paguroideos coinciden con los reportados por Heck y Orth (1980) y Bauer (1985b) para ecosistemas lagunares tropicales, en donde la mayoría de las especies de Paguroideos se refugian en las hojas de algas y plantas acuáticas. Los resultados obtenidos relacionados al tipo de sustrato coinciden con los registrados por Heck (1979) donde los sustratos lodosos y de restos de conchas son los menos habitados por invertebrados marinos.

La depredación es un factor determinante para equilibrio del ecosistema, por lo que la exposición a los depredadores dependerá del tipo de sustrato que elijan para protegerse (Turra y Denadai, 2002). Para las zonas más desprotegidas de vegetación en la Laguna de Términos se reporto solamente a *Clibanarius vittatus* quien es presa fácil de aves y jaibas, por otro lado, los cangrejos ermitaños establecidos sobre *Thalassia* tendrán una mayor tasa de depredación debido a la estructura de la hoja y serán presa más fácil de peces (Heck y Crowder, 1990), sin embargo las especies establecidas sobre algas tendrán mayor éxito al refugiarse debido a la estructura foliar que presentan. El habitar dentro de la concha les concede mayor protección, estudios realizados por Heck y Wilson (1987) constatan que las familias de cangrejos ermitaños fueron menos vulnerables a la depredación que otros crustáceos debido a que las conchas les brindaron mayor refugio.

La disponibilidad de concha se dará principalmente por una alta tasa de depredación sobre los moluscos, y en caso de existir un aumento en los depredadores de caracoles, la población de Paguroideos se verá favorecida. Otro punto importante es el que exista suficiente disponibilidad de alimento ya que esto favorece la abundancia de las especies. La competencia intraespecífica actuará directamente sobre un tipo de concha en particular (en este caso las alargadas). La disputa por las conchas se acentúa en las áreas donde coinciden por lo menos dos especies con la necesidad para obtener el mismo tipo de concha (Vance, 1972). En la Laguna de Término, la localidad que registro la mayoría de las especies fue El Cayo donde la disputa de la concha es por la forma cónica y turrizada. Al ser *Pagurus maclauhglinae* la especie más abundante podría decir que desplaza a *Pagurus criniticornis* en la obtención de conchas alargadas principalmente *Cerithium* spp. Abrams (1980) reporta que estas conchas son las más utilizadas debido a su abundancia y por la talla pequeña del cangrejo (3 cm). Por otro lado, Argüelles (2004) menciona que la estructura de la concha le permite mayor estabilidad. La concha de tipo cónica fue utilizada por cangrejos de más de 4

cm. Esto se debe posiblemente a que tiene más ancho el opérculo. Fotherinhan, (1976), reporta a *Pagurus longicarpus* como un especie que no presenta preferencia en cuanto al tipo de concha, esto queda comprobado con los organismos de esta especie reportados para la Laguna de Términos ya que se presentó de igual manera en conchas turrizadas que turbinadas. El establecimiento de los Paguroideos dependerá de la cantidad de conchas existentes como un recurso limitante, así como de la vegetación sumergida y la disponibilidad de alimento (Vance, 1972). El estudio de Abrams (1980) sugiere que el reparto del recurso parece ser el factor más importante en determinar los radios de competencia y esto depende de la conducta de cada especie.

Las nuevas “opciones” de refugio que muchos cangrejos ermitaños están adquiriendo son los envases de plástico y latas de refresco esto altera la adquisición natural de la concha y por un lado el animal pone en riesgo su vida (Barnes, 2001) y por otra parte deja libre la opción que otro cangrejo habite la concha que este no utiliza y esto aumentaría la expectativa de vida de otros cangrejo ermitaños. Los desechos de fábricas y de vivienda que se vierten a la Laguna de Términos han provocado problemas de eutrofización en zonas cercanas a las desembocaduras de los ríos (Cepeda, 2005), lo que da como resultado un incremento en las epífitas y fitoplancton lo que conlleva por un lado a incrementar el alimento de muchos organismos marinos pero en grandes cantidades resulta catastrófico ya que los desechos intoxican directamente a fauna marina.

BIOGEOGRAFÍA

La formación de Centroamérica modificó la comunicación entre los océanos Atlántico y Pacífico provocando efectos de barrera, primero bloqueando el paso de agua entre ambos, y segundo formando nuevas corrientes (Denyer, *et al.*, 2000). Esto permitió la formación de especies hermanas a ambos lados del continente; al mismo tiempo, el cambio de corrientes hacia el norte modificó las rutas de dispersión de larvas de muchas especies, con lo que se colonizaron nuevos sustratos (Schweitzer, 2001). Posterior a este evento emergen Yucatán y Florida ambas penínsulas formaron una barrera que limitó la distribución de las especies de Paguroideos favoreciendo su establecimiento dentro del Golfo de México.

Los resultados obtenidos mostraron que 19 especies se encontraron restringidas a las provincias propuestas por Boschi (2000): Carolineana (3), Texana (2), Brasileña (2) y Caribeña (12) el resto comparte afinidades por dos o más de ellas (Abele y Kim, 1986).

La familia Diogenidae presentó mayor afinidad con la provincia Caribeña con un **32 %** mientras que la familia Paguridae solo obtuvo un **17%**. Siguiendo este patrón, con respecto a la unión entre las provincias Caribeña-Brasileña, los diogénidos también tuvieron un porcentaje de afinidad mayor que los pagúridos de **28%** a **4%** respectivamente. Estos resultados sugieren una notable preferencia de la familia Diogenidae hacia sustratos calcáreos y temperaturas promedio de 28°C (Raz-Guzman *et al.* 2004). En cuanto a la provincia Texana, ambas familias presentaron una sola especie, el diogénido *Paguristes tenuirostris*, está reportada para la parte norte del Golfo de México sin tener registro hacia el Sur lo que podría implicar que esta especie posiblemente está adaptada a un microclima y ciertas tolerancias de salinidad o tipo de sustrato. En relación a la unión de las provincias Texana–Caribeña, se invierten los resultados y la familia Paguridae presentó un **25%** de asociación en comparación con la Diogenidae que obtuvo un **4%**, esta región se caracteriza por presentar sustratos fangosos y un gran aporte de materia orgánica proveniente de los ríos norteros del Golfo brindándoles posiblemente un ventaja en cuanto a la obtención de alimento. La provincia Brasileña obtuvo un representante para cada familia el diogénido *Stratoites hummi*, el pagurido *Phymochirus operculatus* ambos con distribución restringida (Abele y Kim, 1986).

En relación con la distribución Euritópica los paguridos presentaron 6 especies de amplia distribución, esto podría suponer que, por un lado la dispersión de larvas en estos casos es más amplia, o no presentan factores limitantes como sería el tipo de sustrato (Boschi 2000).

Si se toma en cuenta el concepto de Boschi (2000) sobre las limitantes de una región zoogeográfica, los organismos habitantes de la región Sur del Golfo de México, se encontrarían sin provincia ya que los límites de la provincia Caroleana no entran al Golfo de México, la Caribeña quedaría sólo sobre la costa Este de la Península de Yucatán y la Texana estaría limitada hasta Cabo Rojo, por lo tanto el tener registradas en esta zona al 84% de las especies reportadas para el Golfo de México nos habla de la importancia de esta zona como una región de transición de estas tres provincias.

De las 49 especies de cangrejos ermitaños pertenecientes a las familias Diogenidae y Paguridae reportados para el Golfo de México mexicano, **15** especies (30%) se distribuyen en todo el Golfo, **11** (22%) se encuentran localizadas hacia la zona norteña y el resto **23** (48%) especies se localizan hacia la región sur del Golfo de México. En base a lo anterior se podría decir que la zona sur del Golfo de México es una localidad que les ofrece las condiciones óptimas para establecerse brindando, por un lado, aportes de materia orgánica provenientes

de los ríos del sureste, así como el hecho de encontrar arrecifes en el Golfo de México los cuales les sirven de refugio. Lo anterior demuestra que la mayoría de los cangrejos ermitaños reportados para el Golfo de México presentan afinidad con la Provincia Caribeña.

EVOLUCIÓN

Los procesos evolutivos que han llevado a la mayoría de los Paguroideos a habitar conchas de moluscos han determinado que el proceso de tanatocresis puede ser reversible, un ejemplo de esto ocurre en las especies de la Superfamilia Lithodidae la cual previo a su forma actual de cangrejo común, habitaron en conchas; otro caso son las especies del género *Pylocheles* que no habitan en conchas de caracol y el caso del cangrejo *Birgus latro* que solo vive en concha de gasterópodo hasta que llega a la madurez (Reese, 1968). El hecho de haber pasado por una etapa de ermitaño y regresar a una de cangrejo “normal” es más bien un proceso adaptativo, donde la forma de cangrejo se vio más favorecida. Sin embargo, esta etapa fue interrumpida en algunos paguroideos que adquirieron la forma de cangrejos (carcinización).

A nivel evolutivo, el habitar dentro de las conchas de moluscos ha forzado la morfología de los cangrejos ermitaños descalcificándolos y moldeando un abdomen asimétrico capaz de enrollarse dentro de la concha la cual limitará su crecimiento (Briffa, 2001) Varios autores como McLaughlin (1997) y Tudge (2001) mencionan que este proceso fue independiente en muchos linajes de cangrejos.

Por otro lado, Cunningham (1992) elabora un estudio molecular evidenciando que el cangrejo “King Crab” (Superfamilia Lithodoidea), que alguna vez habitara en concha, pasó por un proceso evolutivo que lo llevó de cangrejo ermitaños a pagúrido con forma de cangrejo, Cunningham sugiere que, posiblemente los cangrejos ermitaños podrían ser ancestros de muchos decápodos braquiuros que lograron la carcinización.

CONCLUSIÓN

1. Con base en estudios moleculares y características morfológicas se puede considerar que el Infraorden Anomura es un grupo monofilético.
2. Los análisis cladísticos realizados por Mclaughlin *et al.*, (2007), aportan suficiente evidencia para separar a los Litódidos de la Superfamilia Paguroidea y reestructurar al Infraorden Anomura formando una nueva clasificación con siete Superfamilias.
3. La Superfamilia Paguroidea presenta organismos que abarcan todos los ámbitos marinos, intermareales y terrestres, lo que sugiere que esta Superfamilia presenta una gran capacidad de adaptación.
4. El éxito de un cangrejo ermitaño dependerá del tipo de concha que adquiera ya que ésta le ofrecerá poca vulnerabilidad, resistencia al estrés físico, tasa de crecimiento adecuada, consumo de energía razonable, así como obtención de cópulas, fecundidad y éxito reproductivo.
5. El desempeño de los cangrejos ermitaños como ramoneadores es determinante para mantener la diversidad vegetal de la comunidad.
6. Tanto las algas como las fanerógamas acuáticas brindarán al Paguroideo refugio, alimento y protección. La vulnerabilidad de estos organismos se incrementa en áreas desprotegidas de vegetación.
7. La reproducción y el reclutamiento de los cangrejos ermitaños depende de la disponibilidad de conchas ya que si no encuentra la concha adecuada por un lado prolonga su estadio larvario, y por el otro si no es de la talla adecuada merma la cantidad de huevos que produce.
8. La característica de la concha como su forma, tamaño y color serán determinantes para la sobrevivencia y éxito reproductivo de la especie
9. La basura principalmente latas y botes de plástico han sustituido a las conchas como refugio, provocando intoxicación y envenenamiento. Los desechos agropecuarios y del hogar vertidos a la Laguna de Términos favorecen la eutroficación, y los derrames de petróleo impiden el paso de la luz lo que a la larga pondrá en riesgo la vida de la fauna de este ecosistema.

10. La formación de Centroamérica provocó un cambio en el flujo de las corrientes, modificando las condiciones ambientales del Atlántico tropical, y con ello tuvo una marcada influencia en el establecimiento y distribución de la biota, en el tipo de sustrato convirtiéndolos en carbonatados, así como en las rutas de dispersión larvaria, favoreciendo el establecimiento de especies en nuevos territorios.
11. De las 49 especies de las familias Diogenidae y Paguridae registradas para la parte Sur del Golfo de México, el 65% tuvo afinidad con la Provincia Caribeña, 30% con la Carolineana y 24% con la Texana.
12. El proceso de tanatocresis ha sido determinante en la evolución y dispersión de los cangrejos ermitaños.

PERSPECTIVAS GENERALES

Dentro de las perspectivas generales del presente trabajo se sugiere:

1. Identificar hasta especie todos los organismos de la Superfamilia Paguroidea que se encuentren en colecciones del país para tener un registro formal.
2. Incrementar los muestreos puntuales a lo largo de la costa del Golfo de México así como de la plataforma para determinar la existencia de nuevos registros ó de ampliaciones de distribución.
3. Elaborar un mayor número de estudios morfológicos y taxonómicos para incrementar el conocimiento de esta Superfamilia en el Golfo de México mexicano.
4. Incrementar los estudios sobre ciclo de vida y la dinámica de estos organismos en la Laguna de Términos, Campeche. Aumentar los muestreos y determinar la situación actual de éstos crustáceos dentro de éste ecosistema.
5. Diseñar investigaciones relacionadas con el impacto ambiental y la repercusión que tiene sobre los cangrejos ermitaños en las lagunas costeras del Golfo de México.
6. Elaborar proyectos enfocados a la conservación de estas especies.

ANEXOS

Tabla 1. Cuadro de especies contrastantes.

CARACTERÍSTICAS	Familia Pylochelidae	Familia Coenobitidae	Familia Diogeidae	Familia Paguridae
ESPECIE	<i>Ciliopagurus strigatus</i>	<i>Coenobita spp.</i>	<i>Clibanarius vittatus</i>	<i>Pagurus maclaughlinae</i>
# DE HUEVOS	3000 – 6000	2 000 – 5 000	3 000 - 5 000	4000 – 6 000
LARVAS	5 ESTADIOS ZOEAL	4-5 ESTADIOS ZOEAL	4-5 ESTADIOS ZOEAL	2-4 ESTADIOS ZOEAL
POSTLARVAS	MEGALOPA 20 DIAS	MEGALOPA 34 DIAS	MEGALOPA 23-33 DIAS	MEGALOPA 7-10 DIAS
ECLOSION	MAR ABIERTO	ZONA LITORAL	AGUAS ESTUARINAS	AGUAS ESTUARINAS
HABITOS	INDEPENDIENTE	INDEPENDIENTE	INDEPENDIENTE	GREGARIA
HABITAT	MARINO	TERRESTRE	MARINO, ESTUARINO, INTERMAREAL	MARINO, ESTUARINO
DISTRIBUCIÓN	TEMPLADO- CÁLIDO	SUBTROPICAL-TROPICAL	TEMPLADO –TROPICAL	TEMPLADO-TROPICAL
PROFUNDIDAD	PROFUNDO (2-20 m)	TERRESTRE	SOMERO-PROFUNDO (20 m)	SOMERO (3-8 m)
SALINIDAD	100% MARINO	TERRESTRE	ESTUARINO-MARINO (20-35ppm)	ESTUARINO-MARINO (18-35ppm)
TEMPERATURA	10°C– 30 ° C	10°C-30° C	15°C- 22° C	22°C- 28° C
TIPO DE SUSTRATO	ARENOSO	ARENOSO Y RAICES DE MANGLE	ARENOSO, FANGOSO, ROCOSO	CALCAREO ARENOSO
VEGETACIÓN	MACROALGAS	PLANTAS RASTRERAS Y LEGUMINOSAS	ALGAS Y VEGETACIÓN ACUÁTICA	ALGAS Y VEGETACIÓN ACUÁTICA
ALIMENTACIÓN	HERBIVOROS, FILTRADORES, CARNIVOROS	HERBIVOROS, FRUGIVOROS, CARNIVOROS, CARROÑEROS	CARROÑEROS, HERBIVOROS	FILTRADORES, HERBIVOROS
IMPORTANCIA ECONÓMICA	ACUARIOS PARA ORNATO	CARECE	CARECE	CARECE

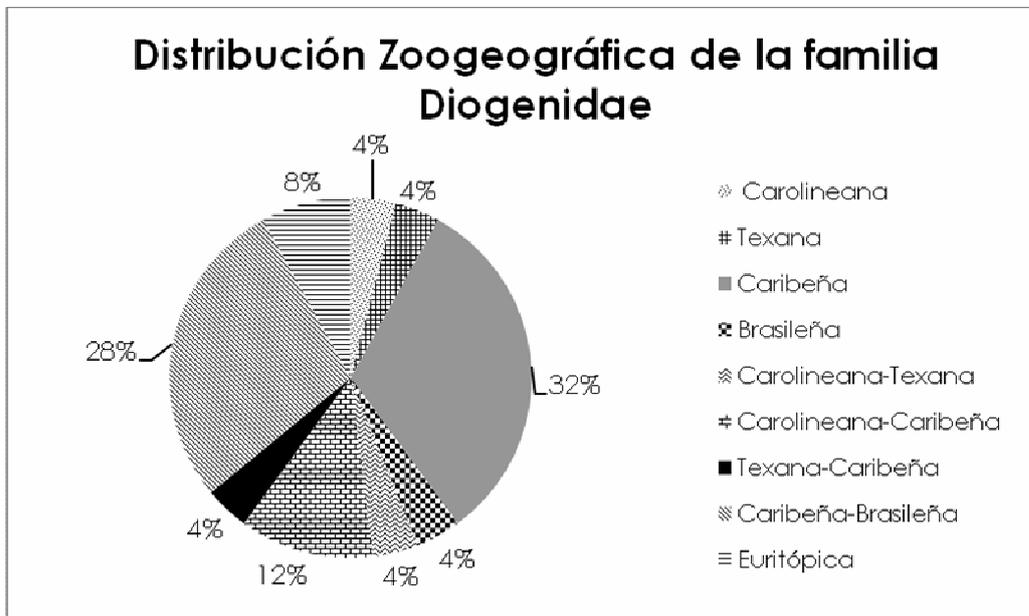
Tabla 2. Relación de la familia Diogenidae con el sustrato, salinidad, vegetación y afinidad con la concha de molusco.

Familia Diogenidae	Sustrato	Salinidad ups	Tipo de vegetación sumergida	Abundancia	Talla promedio cm.	Dieta	Tipo de concha	Especie Molusco	% utilización
<i>Clibanarius vittatus</i>	Arenoso Limo-arcilloso	15-30	<i>T. testudinum</i> <i>H. wrightii</i> <i>S. filiforme</i> <i>Cyanophyceae</i>	63	5 cm	Carroñero, herbívoro, carnívoro.	Cónica	<i>Melongena corona</i> <i>Murex brevifrons</i> <i>Murex fulvescens</i> <i>Fasciolaria tulipa</i> <i>Busycon contrarium</i>	27% 24% 9% 16% 14%
							Fusiforme	<i>Litorina lineolata</i> <i>Bulla striata</i>	4% 3%
							Turbinaza	<i>Neritina virginea</i>	1%
<i>Paguristes tortugae</i>	Arenoso	25-30	<i>T. testudinum</i> <i>H. wrightii</i> <i>S. filiforme</i> <i>Caulerpa</i>	5	2 cm	herbívoro	Cónica	<i>Murex brevifrons</i> <i>Murex fulvescens</i>	40% 20%
							Turbinaza	<i>Bulla esriata</i>	20%
							Turricada	<i>Cerithium atratum</i>	20%
<i>P.hernancortezii</i>	Arenoso	25-30	<i>T. testudinum</i>	1	1.2 cm	Herbívoro	Cónica	<i>Murex sp.</i>	100%

Tabla 3. Relación de la familia Paguridae con el sustrato, salinidad, vegetación y afinidad con la concha de molusco.

Familia Paguridae	Sustrato	Salinidad ups	Tipo de vegetación sumergida	Abundancia	Talla promedio cm.	Dieta	Tipo de concha	Especie Molusco	% utilización
<i>Pagurus longicarpus</i>	Arenoso	25-30	<i>T. testudinum</i> <i>H. wrightii</i> <i>S. filiforme</i>	6	2.2 cm	Herbívoro	Turbinada	<i>Modulus modullus</i>	33%
							Turricada	<i>Cerithium algicola</i> <i>Cerithium altratum</i>	33% 33%
<i>P. ciriticornis</i>	Arenoso	25-30	<i>T. testudinum</i> <i>H. wrightii</i> <i>S. filiforme</i>	45	2.1 cm	Detritívoro	Fusiforme	<i>Antillophos candei</i> <i>Anachis semiplicata</i>	27% 10%
							Turbinada	<i>Modulus modullus</i>	13%
							Turricada	<i>Cerithium altratum</i> <i>Cerithium algicola</i>	38% 12%
<i>P. maccloughlinae</i>	Arenoso	25-30	<i>T. testudinum</i>	506	2.3 cm	Herbívoro detritívoro	Cónica	<i>Trigostoma sp.</i>	2%
							Fusiforme	<i>Antillophos candei</i> <i>Anachis semiplicata</i> <i>Urosalpinx sp.</i>	24% 11% 2%
							Turbinada	<i>Modulus modullus</i>	26%
							Turricada	<i>Cerithium algicola</i> <i>Cerithium altratum</i>	3% 32%

GRÁFICA 1.



GRÁFICA 2

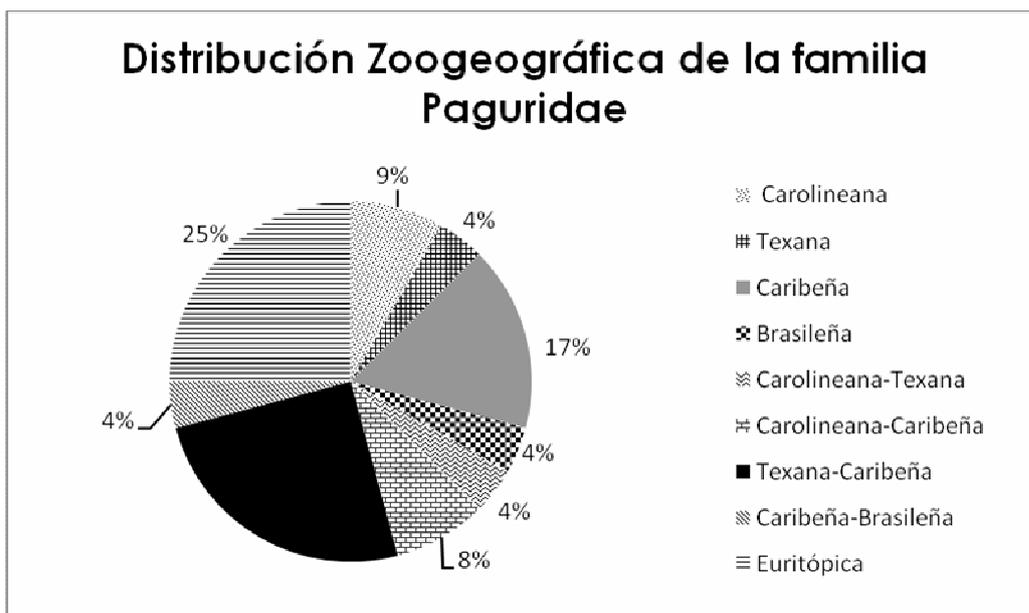


Tabla 4. Afinidad Zoogeográfica de la familia Diogenidae.

	Frecuencia	Porcentaje
Carolineana	1	4.0
Texana	1	4.0
Caribeña	8	32.0
Brasileña	1	4.0
Carolineana- Texana	1	4.0
Carolineana- Caribeña	3	12.0
Texana-Caribeña	1	4.0
Caribeña-Brasileña	7	28.0
Euritópico	2	8.0
Total	25	100.0

Tabla 5. Afinidad Zoogeográfica de la familia Paguridae.

	Frecuencia	Porcentaje
Carolineana	2	8.0
Texana	1	4.0
Caribeña	4	17.0
Brasileña	1	4.0
Carolineana- Texana	1	4.0
Carolineana- Caribeña	2	8.0
Texana-Caribeña	6	25.0
Caribeña-Brasileña	1	4.0
Euritópico	6	25.0
Total	24	100.0

Tabla 6. DISTRIBUCIÓN ZOOGEOGRAFICA DE LAS ESPECIES DE LA FAMILIA DIOGENIDAE REGISTRADAS PARA EL GOLFO DE MÉXICO.

ESPECIE	CAROLINEANA	TEXANA	GOLFO DE MÉXICO		CARIBEÑA	BRASILENA	EURITOPICA
			norte	sur			
<i>Calcinus tibicen</i>			+	+	+	+	
<i>Clibanarius antillensis</i>			+	+	+	+	
<i>Clibanarius cubensis</i>			+	+	+		
<i>Clibanarius tricolor</i>			+	+	+		
<i>Clibanarius vittatus</i>			+	+	+	+	
<i>Dardanus fucosus</i>	+		+	+	+	+	+
<i>Dardanus insignis</i>	+		+				
<i>Dardanus venosus</i>			+		+	+	
<i>Isocheles cadenati</i>			+		+		
<i>Isocheles wurdemanni</i>		+	+		+		
<i>Paguristes grayi</i>			+	+	+		
<i>P. herancortezi</i>				+	+		
<i>P. cadenati</i>				+	+		
<i>Paguristes hummi</i>	+		+		+		
<i>Paguristes lymani</i>	+		+	+	+		
<i>Paguristes moorei</i>				+	+		
<i>P. oxyophthalmus</i>	+		+		+		
<i>Paguristes puncticeps</i>				+	+		
<i>Paguristes sericeus</i>	+	+		+			
<i>Paguristes spinipes</i>				+	+	+	
<i>P. tenuirostris</i>		+	+				
<i>Paguristes tortugae</i>			+	+	+	+	
<i>P. triangulatus</i>				+	+	+	
<i>Petrochirus diogenes</i>	+	+	+	+	+		+
<i>Stratiotes hummi</i>				+		+	

Tabla 7. DISTRIBUCIÓN ZOOGEOGRAFICA DE LAS ESPECIES DE LA FAMILIA PAGURIIDAE REGISTRADAS PARA EL GOLFO DE MÉXICO.

ESPECIE	CAROLINEANA	TEXANA	GOLFO DE MÉXICO		CARIBEÑA	BRASILENA	EURITOPICA
			norte	Sur			
<i>Anisopagurus bartletti</i>				+	+		
<i>A. Actinophorosa</i>				+	+		
<i>Agaricochirus bolitifer</i>	+			+			
<i>Agaricochirus vossi</i>		+	+	+	+		
<i>M. corallius</i>		+	+		+		
<i>M. ungulatus</i>	+		+	+			
<i>Pagurus annulipes</i>	+				+		
<i>Pagurus brevidactylus</i>		+	+	+	+	+	+
<i>Pagurus bullisi</i>		+	+	+			
<i>Pagurus carolinensis</i>	+			+	+		
<i>Pagurus criniticornis</i>		+		+	+	+	+
<i>Pagurus defensus</i>	+	+		+	+		+
<i>Pagurus gymnodactylus</i>		+	+	+	+		
<i>Pagurus impressus</i>	+	+		+	+		+
<i>Pagurus longicarpus</i>	+	+		+			
<i>Pagurus macLaughlinae</i>		+		+	+		
<i>Paguris marshii</i>				+	+	+	
<i>Pagurus provenzanoi</i>				+	+		
<i>Pagurus pollicans</i>		+	+		+		
<i>Pagurus stimpsoni</i>		+		+	+		
<i>Phymochirus holthuisi</i>	+	+	+		+		+
<i>P. operculatus</i>				+		+	
<i>Tomopagurus wassi</i>	+	+		+	+	+	+
<i>Protoniopagurus bioperculatus</i>				+	+		

LITERATURA CITADA

- Abele, L. G. y W. Kim. 1986. An Illustrated Guide to the Marine Decapod Crustaceans of Florida. Technical Series, 8(1): 327-391.
- Abrams, P. 1980. Resource Partitioning and Interspecific Competition in Tropical Hermit Crab Communities. *Oecología* 46: 365-370.
- Ayón-Parente, M. 2008. Clave de Identificación Para los Cangrejos Ermitaños de la Superfamilia Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura) de México. VI Reunión Alejandro Villalobos, Mazatlán, Sinaloa, México, 20-24 de octubre de 2008: Curso "Introducción a los Principales Grupos de Crustacea". 20 pp.
- Argüelles, T. A. 2004. Uso Diferencial de Conchas de Gasterópodos por Cangrejos Ermitaños en Respuesta a la Acción del Oleaje en una Costa Rocosa. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias. UNAM. 89 pp.
- Balss, H. 1924. Über Anpassungen und Symbiose der Paguriden, eine Zusammenfassende Übersicht. *Zeitschr Ökologysche Morphologie Tiere*. 1: 752-0792.
- Barnes, K. A. D. 2001. Natural and Plastic Flotsam Stranding in the Indian Ocean. (193-205) *In: John Davenport y Julia L. Davenport (eds.) The Effect of Human Transport on Ecosystems: Cars and Planes, Boats and Trains*. Dublin: Royal Irish Academy Pp.
- Bauer, R.T. 1985. Hermit Crab Fauna of Seagrass Meadows in Puerto Rico: Species Composition Diel and Seasonal Variation Abundance. *Journal of Crustacean Biology*. 5 (2) : 249-257.
- Bertness, M.D. 1981a. Competitive Dynamics of Tropical Hermit Crab Assemblage. *Ecology*, 62 (3): 751-761.
- Bertness, M. D. 1981b. Predation, Physical Stress and the Organization of a Tropical Rocky Intertidal Hermit Crab Community. *Ecology* 62 (2): 411-425.
- Bertness, M.D. 1981c. The Influence of Shell-Type on Hermit Crab Growth Rate and Clutch Size (Decapoda: Anomura). *Crustaceana*, 40: 197- 205.
- Bertness, M.D. 1982. Shell Utilization, Predation Pressure and Thermal Stress in Panamanian Hermit Crabs: an Interoceanic Comparison. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 64:159-187.
- Björn, K. 1994. Coastal Lagoon Processes. Elsevier Oceanography Series, Vol. 60. Amsterdam.
- Blackstone, N. W. 1984. The Effects of History on the Shell Preference of the Hermit Crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 81: 225-234.
- Borjenson, D. L. y W. a. Szelistowski. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* Stimpson in a tropical mangrove estuary. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology*. Vol 133 : 213-228.
- Borradaile, L. A. 1916. Crustacea II. Porcellanopagurus: an Instance of Carcinization. In British Antarctic (Terra Nova) Expedition. 1910. National History Rep. Zoology 3, 111-126.

- Boschi, E.E. 2000. Species of Decapod Crustaceans and their Distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*. 13: 7-64.
- Bouvier, E. L. 1949. Faune de France. 37. Décapodes Marcherurs. Paul Lechevalier. Paris. 404 pp.
- Bowman, T. E. y L. G. Abele. 1982. Classification of the Recent Crustacea. (1-27) *In: Systematic the Fossil Record, and Biogeography*, L. G. Abele, (ed). Vol I of *The Biology of Crustacea*, ed. D. E. Bliss. New York Academic Press. 319pp.
- Briffa, M. y R.W. Elwood. 2001. Decision Rules, Energy Metabolism and Vigour of Hermit-Crab Fights. *Proceedings of the Royal Society London B*. 268: 1841-1848.
- Briffa, M. y R.W. Elwood. 2005a. Metabolic Consequences of Shell Choice in *Pagurus bernhardus*: do Hermit Crabs Prefer Cryptic or Portable Shells? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 143-148.
- Briffa, M. & R.W. Elwood. 2005b. Rapid Change in Energy Status in Fighting Animals: Causes and Effects of Strategic Decisions. *Animal Behaviour*. 70 (1): 119-124.
- Briffa, M., R.W. Elwood y J.T.A. Dick. 1998. Analysis of Repeated Signals During Shell Fights in the Hermit Crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society London B*. 265:1467-1474.
- Briggs, C.J. 2006. Proximate Sources of Marine Biodiversity. *J. Biogeogr.* 33 1-10.
- Buckley, J. W. y J. P. Ebersole. 1994. Symbiotic Organisms Increase the Vulnerability of a Hermit Crab to Predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 182 : 49-64.
- Burkenroad, M.D. 1963. The Evolution of the Eucarida (Crustacea, Eumalacostraca) (3-16). *In: Relation to the Fossil Record*. Tulane Studies in Geology.
- Calman, W. T. 1909. Crustacea. *In: R. Lancaster (ed.). A Treatise on Zoology*. Part II. Adam Charles Black, London. 346 pp.
- Cepeda, M.F. 2005. *Compilación de Términos: Un Estuario de Importancia Local, Regional y Nacional*. Pronatura, Península de Yucatán.
- Coates, A. G., Aubry, M-P., Bergen, W. A., Collins, L. S. y Kunk, M. 2003. Early Neogene History of the Central America Area from Boca del Toro, Panama. *Geological Society of America. Bulletin*. 115: 271-287.
- Cunningham, C. W., Blackstone, N. W. & Buss L. W. 1992. Evolution of King Crab from Hermit Crabs Ancestors. *Nature* 355: 539 – 542.
- Dixon, C.J., S.T. Ahyong, y F.R. Schram, 2003. A new Hypothesis of Decapod Phylogeny. *Crustaceana*, 76: 935-975
- Denyer, P., Alvarado, G. y Aguilar, T. 2000. Historia Geológica.- *In: Denyer, P. y Kusmaul, S (Eds.): Geología de Costa Rica*. Editorial Tecnológica, Cartago, 155-167.
- Duffy, J. E. y M. E. Hay. 2000. Ecology and Evolution of Marine Consumer-Prey Interactions. (1-45) *In: Marine Community Ecology*. Bertness, M. D., M. E. Hay y S. D. Gaines (editors).
- Elwood, R. W. y S. J. Niel. 1992. *Assessment and Decisions, a Study of Information Gathering by Hermit Crabs*. Chapman and Hall, London. 192 p.

- Fenner, Bob. 2007 "Hermit Crabs, Use in the Marine Aquarium Hobby" 1999. WetWebMedia. Accessed 14 November.
- Florida, A. R. y P. Ma. Peralta. 1991. Distribución de la Superfamilia Paguroidea en la Plataforma Continental del Oeste del Golfo de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 49 pp.
- Forest, J. 1987. Les Pylochelidae ou "Pagures symétriques" (Crustaces, Coenobitoidea). *In*: Résultats des Campagnes Musorstom. Mémoires du Muséum National d' Histoire Naturelle, Série A. Zoologie 137: 1-254.
- Fotheringham, N. 1976. Population Consequences of Shell Utilization by Hermit Crabs. *Ecology*, 57: 570-78.
- García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un Sistema Lagunar Tropical en el Sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. Publ. Esp. 5: 1-182.
- García, R. B. y F. L. Mantelatto. "001. Shell Selection by the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura: Diogenidae) From Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 265: 940-949.
- Glaessner, M.F. 1969. Decapoda. (R 400 - R 567): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R Arthropoda 4 vol. 2. Ed. R.C. Moore. Lawrence, Kansas: Geological Society of America and the University of Kansas Press. Lawrence, Kansas.
- Gherardi, F. y M. Vannini. 1989. Field Observations on Activity and Clustering in Two Intertidal Crabs, *Clibanarius virecens* and *Calcinus leavimanus* (Decapoda: Anomura). *Marine Behaviour Physiology*, 14: 154- 159.
- Graham, A. 2003 Geohistory models and Cenozoic Paleoenvironments of the Caribbean Region. *Systematic Botany*, 28 (2) 378- 386
- Greenaway, P. 2003. Terrestrial Adaptations in the Anomura (Crustacea: Decapoda). *Memories of Museum Victoria* 60 (1) : 13-26.
- Harvey, A.W. 1996. Delayed Metamorphosis in Florida Hermit Crabs: Multiple Cues and Constraints (Crustacea: Decapoda: Paguridae and Diogenidae). *Marine Ecology Progressive Series*, 141: 27-36.
- Heck, K.L. 1979. Some Determinants of the Composition and Abundance of Motile Macroinvertebrate Species in Tropical and Temperate Turtle Grass (*Thalassia testudinum*) Meadows. *Journal of Biogeography* 6:183-200.
- Heck, K.L. y L. B. Crowder. 1990. Habitat Structure and Predator-prey Interactions in Vegetated Aquatic Systems. (281-299) *In*: Habitat Complexity: The Physical Arrangement of Objects in Space. S.S. Bell. E.D. McCoy and H. R. Mushinsky (eds.) Chapman and Hall, N.Y.
- Heck, K.L. y R. Orth. 1980. Seagrass Habitats: The Roles of Habitat Complexity, Competition and Predation in Structuring Associated Fish and Motile Macroinvertebrates Assemblages. (449-464) *In* V.S. Kennedy (ed.), *Estuarine Perspectives*. Academic Press, Inc. New York. P..
- Heck, K.L. y A. Wilson. 1987. Predation Rates on Decapods Crustaceans in Latitudinally Separated Seagrass Communities: a Study of Spatial and Temporal Variation Using Tethering Techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 107: 87-100.

- Holmquist, J.G., Powel, G.V.P. y S.A. Sogard. 1989. Decapod and Stomatopod Assemblages on a System of Seagrass Covered Mud Banks in Florida Bay. *Mar. Biol.* 100:473-483.
- Hoover, John P. 1997. Hawaiian Hermit Crabs, pts. I, II. *FAMA* 9, 10/97.
- Johnson, W. S. y M. A. Dennis. 2005. Zooplankton of the Atlantic and Gulf Coasts, a Guide to their Identification and Ecology. 309 p.
- Koltzoff, N. K. 1906. Studien Uber die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen Uber die Spermien der Decapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. *Arch. Mikrosk. Anat.*, 67: 364-572.
- Latreille, P.A. 1816. Les Crustacés, les Arachnides et les Insectes. Vol. 3. *In*: G. Cuvier (ed.). *Le Regne Animal. Distribute de après son Organisation, pour servir de Base a Histoire des Animaux et de l'Introduction a l'Anatomie Comparee.* Deterville, Paris.
- Lemaitre, R. 1984. Decapod Crustaceans from Cay Salt Bank, Bahamas, with Notes of Their Zoogeographic Affinities. *Journal of Crustacean Biology* 4 (3): 427- 254.
- Lubchenco, J. 1978. Plant Species Diversity in a Marine Intertidal Community: Importance of Herbivore Food Preference and Algal Competitive Abilities. *The American Naturalist*, 112 (983) : 23-39.
- MacDonald, J. M., P. A. Pike, y D. J. Williamson. 1957. Larvae of the British Species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea:Decapoda). *Proceedings of the Zoological Society of London* 128: 209-257.
- Mantelatto, F. L. M. y L. C.C: Dominciano. 2002. Pattern of Shell Utilization by the Hermit Crab *Paguristes tortugae* (Diogenidae) from Anchieta Island, Southern Brazil. *Scientia Marina*, 66 (3) : 265-272.
- Mantelatto, F. L.; R. Biagi, A.L. Meireles, M. A. Scelzo. 2007. Shell preference of the Hermit Crab *Pagurus exilis* (Anomura:Paguridae) from Brazil and Argentina: A Comparative Study. *Revista de Biología Tropical*, voll55 (1) : 153-161.
- Martin, J. W. y L. G. Abele. 1986. Phylogenetic Relationships of the Genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), With Comments on Anomuran Phylogeny. *Journal of Crustacean Biology* 6: 576-616.
- Martin, J. W. y G. E. Davis. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series No. 39.*
- McLaughlin, P. A. 1983a. A Review of the Phylogeneatic Position of Lomidae. (Crustacea:Decapoda:Anomala). *Journal of Crustacean Biology* 3: 431-417.
- McLaughlin, P.A. 1983b. Hermit Crabs Are they Really Polyphyletic? *Journal of Crustacean Biology* 3: 608–621.
- McLaughlin, P. A., y L. B. Holthuis. 1985. Anomura Versus Anomala. *Crustaceana* 49 (2): 204 – 209.
- McLaughlin, P. A. y R. Lemaitre. 1997. Carcinization In the anomura - Fact or Fiction.1 Evidence From Adult Morphology. *Contributions to Zoology* 67: 79- 123.
- McLaughlin, P. A., R. Lemaitre y C.C. Tudge. 2004. Carcinization in the Anomura – Fact or Fiction. 2. Evidence From Larval, Megalopal and Early Juvenile Morphology. *Contributions to Zoology*, 73: (3) (2004).

- McLaughlin, P. A., R. Lemaitre y U. Sorhannus. 2007. Hermit Crab Phylogeny: A Reappraisal and its " Fall-out". *Journal of Crustacean Biology*, 27(1): 95-115.
- McLeay W. S. 1838. On the Brachyurous Decapod Crustacea Brought from the Cape by Dr. Smith, *In: A. Smith (ed.) Illustrations of the Zoology of South Africa; Consisting Chiefly of Figures and Descriptions of the Objects of Natural History Collected During an Expedition into the Interior of South Africa, in the Years 1834, 1835, and 1836; Fitted out by 'The Cape of Good Hope Association for Exploring Central Africa': Together with a Summary of African Zoology, and an Inquiry into the Geographical Ranges of Species in that Quarter of the Globe.* Invertebrate. Smith, Elder & Co., London: 53-71, pls 2, 3.
- Menge, A. B. 2000. Top-down and Bottom-up Community Regulation in Marine Rocky Intertidal Habitats. *Jour. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 250: 257-289.
- Menge, A. B., B. A. Daley, P. A. Wheeler, E. Dailhoo, E. Sandford. 1997. Benthic Pelagic Links and Rocky Intertidal Communities Bottom-up Effects on top-down Control. *Proceedings of the Natural Academy of Science. USA: Vol 94, 14530 -14535.*
- Milne-Edwards, H. 1837. *Histoire Naturelle des Crustaces comprenant de la Anatomie, le Fisiologie et le Classification de ces Animaux.* 2: 1-532. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris.
- Milne-Edwards, A. y E.L. Bouvier. 1894. Considerations Generals sur la Famille des Gallathides. *Annales des Sciences Naturalles. Zoologie et Palentologie* 16: 191-327
- Moore, R. C. y L. McCormick. 1969. General features in Cruastacea. Part R. Arthropoda 4. *In: Treatise on Invertebrate Paleontology.* R.C. Moore (ed.). Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- Morrison, C.L., A. W. Harvey, S. Lavery, K Tieu, Y. Huang y C. W. Cunningham. 2001. Mitochondrial Gene Rearrangements Confirm the Parallel Evolution of the Crab-like Form. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 269: 345-350.
- Onken, H., Tresguerres, M. y Luquet, C.M. 2003. Active NaCl Absorption Across Posterior Gills of Hiperosmoregulation *Chasmagnathus granulatus*. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1017-1023.
- Orth, R. J., K. L. Heck, J. Montfrans. 1984. Faunal Communities in Seagrass Beds: A Review of the Influence of Plant Structure and Prey Characteristics on Predator-prey Relationships. *Estuaries* 7 (4 A) : 339-350.
- Ortega, M.M. 1995. Observaciones del Fitobentos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ser. Bot.* 66 (1):1-36.
- Péqueux, A. 1995. Osmotic Regulation in Crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*, 15 (1) 1-60.
- Pessani D. y T. Tirelli. 2006. Chromatic Patterns of the Hermit Crab *Calcinus tubularis* Related to the Occupied Shell. *Hidrobiología*, 557: 107-112.
- Pezzuti, J. C., A. Turra, F. P. P. Leite. 2002. Hermit Crab (Decápoda, Anomura) Attraction to Dead Gasteropod Baits in an Infralitoral Algae Bank. *Brazilian Archives of Biology and Technology.* Vol. 45 : 245-250.
- Pike, R.B. y D.I. Williamson. 1960. Larvae of the Decapod Crustacea of the Families Diogenidae and Paguridae from the Bay of Naples. *Publ. Sta. Zool. Napoli* 31:493-552.

- Raz-Guzmán, M.A., y G.E. De La Lanza. 1991. Evaluation of Photosynthetic Pathways of Vegetation, and of Sources of Sedimentary Organic Matter Through $d^{13}C$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ser. Bot.* 62 (1): 39-63.
- Raz-Guzman, M.A., A.J. Sánchez, P. Peralta y R. Florido. 2004. Zoogeography of Hermit Crabs (Decapoda: Diogenidae: Paguridae) From Four Coastal Lagoons of the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 625 – 636.
- Reese, E. S. y R. A. Kinzie. 1968. The Larval Development of the Coconut or Robber Crab *Birgus latro* (L.) in the Laboratory (Anomura, Paguridae). *Crustaceana Suppl.* 2: 117-144.
- Richter, S. y G. Scholtz. 1994. Morphological Evidence for a Hermit Crab Ancestry of Lithodids (Crustacea, Decapoda, Anomala, *Paguroides*). *Zool. Anz.* 233: 187 – 210.
- Rodríguez- Alvarez, J.C. Zavala-Flores. 2005. Cangrejos ermitañños (). *In: Hernández-Aguilera J. L. (eds.) Camarones, Langosta y Cangrejos de la Costa Este de México. Vol. 1. Conabio, Econatura.*
- Sarmiento, O.F. 2001. *Diccionario de Ecología: Paisajes, Conservación y Desarrollo Sustentable Para Latinoamérica.* Ediciones Abya-Yala, Quito.
- Savigny, J. C. 1816. *Mémoires sur les Animaux sans Vertèbres. I Partie, Paris:* 107.
- Schweitzer, C. 2001. Paleobiogeography of Cretaceous and Tertiary Decapod Crustaceans of the North Pacific Ocean. *Journal of Paleontology*, 75 (4): 808-826.
- Tudge, C.C. 1991. Spermatophore Diversity Within and Among the Hermit Crab Families, *Bulletin* 181:238-247
- Tudge, C.C. 1992. Comparative Ultrastructure of Hermit Crab Spermatozoa (Paguroidea, Anomura, Decapoda). *Journal of Crustacean Biology*, 12: 397-409.
- Tudge, C.C. 1997. Phylogeny of the Anomura (Decapoda, Crustacea): Spermatozoa and Spermatophore Morphological Evidence. *Contributions to Zoology* 67 (2) :125-141.
- Turra, A. y M. R. Denadai. 2002. Substrate Use And Selection Sympatric Intertidal Hermit Crab Species. *Brazilian. Journal of Biology*, 62 (1): 107-112.
- Turra, A. y F. P. P. Leite. 2003. The Molding Hypothesis: Linking Shell use With Hermit Crab Growth, Morphology and Shell-species Selection. *Marine Ecology Progressive Series*, 265: 155-163.
- Valdés, V. O. Y. 2002. Estudio Taxonómico de Cangrejos Ermitañños de las Superfamilias Coenobitoidea y Paguroidea (Crustacea: Decápoda: Anomura) de Aguas Someras del Litoral de Quintana Roo. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias UNAM. 101pp.
- Vance, R. 1972. Competition and Mechanism of Coexistence in Three Sympatric Species of Intertidal Hermit Crabs. *Ecology* 53 (6) : 1066-1074.
- Virnstein, R. W. 1980. Measuring Effects of Predation on Benthic Communities in Soft Sediments.(149-464) *In: V.S. Kennedy (ed.). Estuarine Perspectives.* Academic Press, Inc. New York.
- Virnstein, R. W. 1988. Seagrass-associated Invertebrate Communities of Southeastern U.S.A. Florida Marine Research Publications, 91-116.
- Warner, G.F.1977. *The Biology of Crabs. Lecturer in Zoology, University of Reading. U.K.*

- Wilber, T. P. Jr. 1990a. Influence of Size and Damage on Shell Selection by the Hermit Crab *Pagurus longicarpus*. *Marine Biology*, 104 : 31-39.
- Wilber, T.P. Jr. 1990b. Associations Between Crab Morphology and Gasteropod Shell Species in the Hermit Crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Crustacean Biology*, 10 (1) 134-138.
- Young, A. M. 1991. Temperature-salinity Tolerance of Two Latitudinal Separated Populations of the Longwrist Hermit Crab *Pagurus longicarpus* Say (Crustacea, Decapoda, Paguridae). *Ophelia*, 34 (1): 29-39.