

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
UMDI - SISAL

**Aspectos ecológicos de la asociación entre  
el camarón *Periclimenes pedersoni*  
(Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) y la  
anémona *Bartholomea annulata* (Cnidaria:  
Anthozoa: Aiptasiidae)**

PROYECTO DE TESIS DE MAESTRÍA QUE PRESENTA

**Biol. Alí Francisco Espinosa Magaña**

DIRECTOR DE TESIS

**Dr. Nuno Simões**

Sisal, Yucatán

Diciembre de 2011



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.

## RECONOCIMIENTOS

A Nuno Simões, por la constante aportación de ideas.

A Alfredo Gallardo, por el apoyo en la logística y equipo en salidas de campo.

A Maribel Badillo, por facilitar el uso de instalaciones de laboratorio.

A Gemma Martínez, por proporcionar el equipo experimental.

A Maite Mascaró y Jorge Argáez, por el apoyo en el análisis de datos.

A Ricardo Calado, por el apoyo en la planeación y la discusión de resultados.

A Alberto Guerra, por las ilustraciones de los patrones de coloración.

Al Capitán Mex, por los viajes en lancha.

A Ricardo González, por la organización y apoyo en las salidas de campo.

A Julieta Arriaga y Manuel Amaral, por siempre tener disposición de ayudar en campo.

Al personal de la CONANP, por facilitar las visitas y uso de instalaciones en diversas áreas naturales protegidas.

Al personal de la Marina (Armada de México), por el apoyo en los viajes a Arrecife Alacranes.

A José Luis Tello Musi, Salvador Zarco Perelló, Manuel Oseguera, Sven Zea, Veronique Lamare, Anne Prouzet, Alain Goyeau, Patrick Thomas, Vincent Maran y Tom Doeppner, por facilitar material fotográfico.

La realización del presente documento fue posible gracias al financiamiento de los siguientes proyectos:

“Delimitación y caracterización de los bajos arrecifales de Sisal: Descripción de los fondos marinos y cuantificación de biodiversidad”.

CONACyT-SEMARNAT No. 108285

“Mejoramiento de la enseñanza sobre Biodiversidad, Taxonomía y Sistemática de Biota Marina y Litoral para manejadores de la Zona Costera: herramientas actuales”.

DGAPA-PAPIME PE207210

## **DEDICATORIA**

A mi familia: papá, mamá, Ata.

A Julieta.

A los compadres Ricardo y Manuel.

A Anita.

## ÍNDICE GENERAL

|   |    |
|---|----|
| RECONOCIMIENTOS .....   | 2  |
| DEDICATORIA .....   | 3  |
| ÍNDICE DE TABLAS .....  | 6  |
| ÍNDICE DE FIGURAS .....   | 7  |
| INTRODUCCIÓN GENERAL .....  | 9  |
| ANTECEDENTES GENERALES .....  | 13 |
| DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS .....  | 13 |
| <i>Periclimenes pedersoni</i> (Chace, 1958) .....   | 13 |
| <i>Bartholomea annulata</i> (Le Sueur, 1817) .....  | 17 |
| CAPÍTULO 1 – DIFERENCIAS EN ARREGLOS CORPORALES DE<br>PIGMENTACIÓN EN DISTINTAS ZONAS GEOGRÁFICAS ..... | 18 |
| INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES .....   | 18 |
| OBJETIVO .....  | 22 |
| HIPÓTESIS .....   | 22 |
| MATERIALES Y MÉTODOS .....  | 22 |
| RESULTADOS .....  | 25 |
| DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....  | 49 |
| CAPÍTULO 2 – COMPARACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DIURNO<br>CONTRA NOCTURNO .....                             | 56 |
| INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES .....   | 56 |
| ASOCIACIONES .....  | 56 |
| COMPORTAMIENTO LIMPIADOR .....  | 57 |
| VISIÓN .....  | 62 |
| OBJETIVOS .....   | 66 |
| GENERAL .....   | 66 |

|  |            |
|--|------------|
| PARTICULARES .....   | 66         |
| <b>HIPÓTESIS .....</b>   | <b>66</b>  |
| GENERAL .....  | 66         |
| PARTICULARES .....   | 66         |
| <b>MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>  | <b>67</b>  |
| <b>RESULTADOS .....</b>  | <b>70</b>  |
| <b>DISCUSIÓN .....</b>   | <b>78</b>  |
| <b>CONCLUSIONES .....</b>  | <b>79</b>  |
| <b>CAPÍTULO 3 – FILMACIONES NOCTURNAS DE ECLOSIÓN (FASE<br/>EXPERIMENTAL CONTROLADA) .....</b> | <b>81</b>  |
| <b>INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES .....</b>   | <b>81</b>  |
| <b>OBJETIVO .....</b>  | <b>84</b>  |
| <b>HIPÓTESIS .....</b>   | <b>84</b>  |
| <b>MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>  | <b>84</b>  |
| <b>RESULTADOS .....</b>  | <b>89</b>  |
| FECUNDIDAD .....   | 89         |
| COMPORTAMIENTO NOCTURNO DE ECLOSIÓN .....  | 90         |
| <b>CONCLUSIONES .....</b>  | <b>93</b>  |
| <b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>  | <b>95</b>  |
| <b>ANEXOS .....</b>  | <b>104</b> |
| <b>FIGURAS .....</b>   | <b>104</b> |
| <b>TABLAS .....</b>  | <b>110</b> |

## ÍNDICE DE TABLAS

|  |     |
|--|-----|
| Tabla 1: Asociaciones de <i>Periclimenes pedersoni</i> .....   | 15  |
| Tabla 2: Asociaciones de <i>Periclimenes anthophilus</i> .....   | 16  |
| Tabla 3: Tabla de distribución de registros respecto a los grupos postulados .....                                       | 48  |
| Tabla 4: Distribución taxonómica de los tipos de ojos compuestos en distintos grupos de crustáceos .....                 | 64  |
| Tabla 5: Comportamiento limpiador vs. estado ovígero.....  | 70  |
| Tabla 6: Comportamiento limpiador vs. tamaño del individuo.....  | 71  |
| Tabla 7: Porcentajes de comportamiento limpiador vs. tamaño del individuo .....  | 72  |
| Tabla 8: Distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa .....   | 72  |
| Tabla 9: Porcentajes de distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa.....                                     | 73  |
| Tabla 10: Tamaño del organismo vs. condición reproductiva .....  | 74  |
| Tabla 11: Porcentajes de tamaño del organismo vs. condición reproductiva .....   | 74  |
| Tabla 12: Comportamiento limpiador vs. profundidad .....   | 75  |
| Tabla 13: Porcentajes de comportamiento limpiador vs. profundidad .....  | 75  |
| Tabla 14: Tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero .....  | 76  |
| Tabla 15: Porcentajes de tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero.....                                    | 76  |
| Tabla16: Condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero .....   | 77  |
| Tabla 17: Porcentajes de condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero .....                                 | 78  |
| Tabla 18: Fecundidad en distintos miembros de la familia Palaemonidae .....  | 89  |
| Tabla A: historia taxonómica y posible sinonimia de <i>P. pedersoni</i> y <i>P. anthophilus</i> .....                    | 110 |
| Tabla B: Características de las fotografías de los individuos utilizados en la generación de patrones de coloración..... | 115 |
| Tabla C: Ejemplo de tabla para toma de datos en Alacranes .....  | 120 |

## ÍNDICE DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| Figura 1: Mapa de las zonas geográficas en que fueron tomadas las fotografías, incluyendo la ubicación de <i>P. anthophilus</i> .....          | 23 |
| Figura 2: Patrón general de coloración de Martinica y Guadalupe, con mapa de localización.....   | 25 |
| Figura 3: Patrón general de coloración de San Vicente, con mapa de localización .....  | 26 |
| Figura 4: Patrón general de coloración de Curacao, con mapa de localización .....  | 27 |
| Figura 5: Patrón general de coloración de Caicos occidental, con mapa de localización .....  | 28 |
| Figura 6: Patrón general de coloración de Providenciales, con mapa de localización .....   | 29 |
| Figura 7: Patrón general de coloración de Colombia, con mapa de localización .....   | 30 |
| Figura 8: Patrón principal de coloración de Panamá, con mapa de localización .....   | 31 |
| Figura 9: Primer patrón alternativo de coloración de Panamá, con mapa de localización .....  | 33 |
| Figura 10: Segundo patrón alternativo de coloración de Panamá, con mapa de localización.....   | 34 |
| Figura 11: Patrón principal de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización .....   | 36 |
| Figura 12: Primer patrón alternativo de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización .....  | 37 |
| Figura 13: Segundo patrón alternativo de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización .....   | 39 |
| Figura 14: Patrón principal de coloración de Arrecifes de Sisal (B. de C.), con mapa de localización .....                                     | 41 |
| Figura 15: Patrón alternativo de coloración de Arrecifes de Sisal (B. de C.), con mapa de localización .....                                   | 42 |
| Figura 16: Patrón general de coloración de Arrecife Alacranes, con mapa de localización .....  | 44 |
| Figura 17: Patrón general de coloración de Arrecifes de Veracruz, con mapa de localización .....   | 45 |
| Figura 18: Patrón general de coloración de <i>P. anthophilus</i> (Bermudas), con mapa de localización.....                                     | 46 |
| Figura 19: Diagrama de árbol de todos los organismos fotografiados, por afinidad de caracteres .....   | 47 |
| Figura 20: Corrientes del Caribe representadas por el análisis de la velocidad superficial.....  | 51 |
| Figura 21: Alternancia entre franjas rojas y blancas que presentan varios camarones limpiadores .....  | 58 |
| Figura 22: Líneas blancas en el cuerpo de varios camarones limpiadores, que continúan en las antenas ..  | 59 |
| Figura 23: Líneas blancas en peces que presentan comportamiento limpiador .....  | 60 |
| Figura 24: Diferentes tipos de ojos compuestos .....   | 64 |
| Figura 25: a) Colecta y reconocimiento de zona en Arrecife Alacranes. b) Zonas de muestreo alrededor de Isla Pérez en Arrecife Alacranes ..... | 67 |
| Figura 26: Posición del camarón respecto a la anémona.....   | 69 |
| Figura 27: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador para cada condición reproductiva.....  | 71 |
| Figura 28: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador vs. tamaño .....   | 72 |
| Figura 29: Gráfica de porcentajes de distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa .....   | 73 |

|  |     |
|--|-----|
| Figura 30: Gráfica de porcentajes de tamaño del organismo vs. condición reproductiva .....                     | 74  |
| Figura 31: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador vs. profundidad.....                             | 75  |
| Figura 32: Gráfica de porcentajes de tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero .....             | 77  |
| Figura 33: Gráfica de porcentajes de condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero.....            | 78  |
| Figura 34: Esquema del sistema de filmación .....  | 86  |
| Figura 35: Prueba de filmación nocturna para registrar movimientos de hembras ovígeras en total oscuridad..... | 87  |
| Figura 36: Sistema de filmación montado.....   | 87  |
| Figura 37: Número de huevos contra CT-SO de <i>P. pedersoni</i> colectados en Panamá.....                      | 90  |
| Figura 38: Secuencia de fotos de hembra en el acto de eclosión.....  | 92  |
| Figura 39: Secuencia de fotos en que la hembra manipula los huevos con el primer par de pereiópodos .          | 92  |
| Figura A: Hembra de <i>P. pedersoni</i> en estado ovígero .....  | 104 |
| Figura B: <i>P. pedersoni</i> limpiando la branquia de un pez rubia en Punta Allen .....                       | 105 |
| Figura C: Detalle de anillos de tentáculos de <i>B. annulata</i> .....   | 106 |
| Figura D: Fotografías utilizadas para generar los patrones de <i>P. pedersoni</i> por zonas geográficas .....  | 107 |

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies simbiontes son aquellas que abandonan los hábitats de vida libre para vivir por un periodo prolongado con un organismo de otra especie, llamado hospedero, y es comúnmente la especie de mayor tamaño (Bauer, 2004). Las distintas formas de simbiosis se definen por los costos y beneficios de ambas especies. Cuando el huésped gana algo de la asociación pero el hospedero no es perjudicado ni beneficiado, se le llama comensalismo (Bauer, 2004), por ejemplo, algunas especies arrecifales que obtienen protección y/o alimento de sus hospederos sin causarles ningún daño (Bruce, 1976). Cuando ambas especies se benefician de la asociación (es decir, que es ventajosa y bilateral), se le conoce como mutualismo (Watson y Pollack, 1999). En el caso del parasitismo, el huésped se beneficia mientras el hospedero resulta perjudicado (Bauer, 2004). En su forma más intensa, la simbiosis puede dar paso a la simbiogénesis: generación de nuevas especies vía integración genética de los simbiontes (Watson y Pollack, 1999). En la mayoría de los estudios de crustáceos se prefiere el término asociación más que simbiosis, ya que la verdadera naturaleza de la relación esta pobremente estudiada (Bauer, 2004).

Las anémonas forman relaciones simbióticas con un gran número de organismos, en algunas ocasiones obligadas (Fautin, 1991), por ejemplo, el camarón pistolero *Alpheus armatus* se encuentra invariablemente asociado a la anémona *Bartholomea annulata* (Knowlton y Keller, 1983). Lo anterior implica que la distribución de un huésped obligado va a estar limitada a la distribución en que el hospedero pueda habitar. La distribución de las anémonas esta determinada tanto por la latitud como por la profundidad, debido a la temperatura, luz y nutrientes necesarios para su metabolismo. Se clasifican dentro del phylum Cnidaria por tener la capacidad de sintetizar organelos urticantes intracelulares llamados cnidocistos, que utilizan para capturar a sus presas y defenderse de sus depredadores (Dunn, 1981). Por lo tanto los organismos que las habiten tendrán que estar adaptados a las mismas condiciones de hábitat, así como poseer mecanismos de resistencia a las células urticantes.

Entre los crustáceos marinos, gran variedad de taxa han sido descritos como simbioses de macroinvertebrados, entre ellos camarones, cangrejos, anfípodos, isópodos y copépodos (Thiel y Baeza, 2001). De entre los camarones, destacan los carídeos por su alto número de asociaciones. Se han reportado asociaciones con esponjas (Berggren, 1993), corales (Spotte *et al.*, 1994; Williams y Bunkley-William, 2000), equinodermos (Bruce, 1980) y moluscos (Spotte, 1995). Existe la hipótesis de que la relación que existe entre la mayoría de los camarones y sus anémonas hospederas es mutualista, ya que se ha demostrado en experimentos de laboratorio que el crecimiento de algunas anémonas se ve favorecido gracias al nitrógeno presente en las excreciones de los camarones que las habitan (Spotte, 1996).

El género *Periclimenes* se conoce como un grupo con asociaciones simbióticas no obligadas. En especial, para *P. pedersoni* y *P. yucatanicus*, se ha documentado que presentan asociaciones con organismos pertenecientes a 7 distintas familias de 3 distintos phyla, con un total de 18 distintas especies de hospederos (Campos-Salgado, 2009). Tan sólo para *P. pedersoni* hay reportes de 12 especies distintas de hospederos (Silbiger y Childress, 2008)<sup>1</sup>. *P. pedersoni* es relativamente poco específico en su selección de hospedero, ya que a lo largo de su distribución geográfica se ha visto principalmente asociado a la anémona *Bartholomea annulata*, aunque también (menos frecuentemente) a *Condylactis gigantea*, *Lebrunia danae*, *Aiptasia pallida* y *Ricordea florida*, entre otros (ver Figura 1). Para sus dos hospederos principales, *B. annulata* y *C. gigantea*, se ha demostrado que la aclimatación contra las toxinas por parte de los camarones adultos no es la principal forma de selección (Rodríguez-Pestaña, 2007). Dado que la preferencia no es el mecanismo mediante el cual se asocian a sus anémonas hospederas, es posible que algunos factores ecológicos, como aquellos que regulan el asentamiento de poslarvas y juveniles tempranos, sean los más importantes en determinar los patrones de selección (Rodríguez-Pestaña, 2007).

---

<sup>1</sup> Recientemente se ha subido al grupo de especies *Periclimenes aesopius* (dentro del cual se encuentran *P. pedersoni* y otras 13 especies) a categoría de género, renombrando a *P. pedersoni* como *Ancylomenes pedersoni* (Okuno y Bruce, 2010), pero por cuestiones prácticas (en relación a los trámites de cambio de título de tesis) seguiré mencionándolo como *Periclimenes*.

*P. pedersoni* se encuentra principalmente asociado a la anémona *B. annulata* en casi cada zona del Caribe en que ha sido reportado. Una posible explicación es que aprovecha la defensa que le provee la anémona *B. annulata*, resultante de su gran abundancia de nematocistos urticantes (Dunn, 1981), y en los casos donde se presente, el sistema de defensa compuesto por dicha anémona y su asociado obligado, *Alpheus armatus*. En el caso del sistema *B. annulata* – *A. armatus* se podría hablar de una relación mutualista. *A. armatus* mantiene libre de sedimento el hueco donde habita, y eventualmente la anémona se retrae en caso de peligro, además remueve poliquetos depredadores de la anémona (Smith, 1977). En párrafos anteriores también se mencionó la retribución de nitrógeno en forma de excreciones del camarón a la anémona (Spotte, 1996). *A. armatus*, además, es altamente territorial y vive en parejas. El macho defiende su anémona contra otros machos invasores e individuos de otras especies (Knowlton y Keller, 1983). La pinza de *A. armatus* está especializada para defensa y ataque, no para captura o manipulación de alimento (Knowlton y Keller, 1982). La contribución más posible de la anémona a *A. armatus* puede ser la protección que ofrece ante depredadores (distintos a los que repele *A. armatus*), al presentar filas alternadas de nematocistos urticantes en sus tentáculos (Dunn, 1981).

Existen indicios de que la asociación de *P. pedersoni* debe ocurrir desde los primeros estadios de vida cuando las larvas terminan su etapa planctónica y se asientan en el bentos como postlarvas o juveniles, derivado de una atracción por pistas químicas de las anémonas. Dichas pistas pueden ser el factor de inducción de asentamiento (Goy, 1990).

El presente trabajo aborda tres aspectos distintos de la ecología de *P. pedersoni*, y de la relación camarón – anémona. Cada uno de los aspectos se maneja en un capítulo. El primero tiene que ver con las diferencias de patrones de coloración y la correlación de éstas con las diferentes zonas geográficas en que se presentan, discutiendo la posibilidad de que exista cierto grado de aislamiento entre poblaciones. El segundo investiga el papel de la protección de la anémona durante la noche, cuando comunicación visual entre el camarón y el pez cliente se pierde. Se hipotetiza que el camarón no debería alejarse

demasiado de la protección de la anémona si ésta es de vital importancia para su sobrevivencia. Finalmente, el tercero aporta resultados preliminares sobre la paradoja relacionada con la protección de la anémona hospedera, que por otro lado funcionaría como un depredador de larvas si el camarón hembra las liberara cerca de la anémona. La hipótesis es que la hembra se tendría que alejar de la protección de la anémona para llevar a cabo el acto de eclosión. En la introducción de cada capítulo se profundiza más en los aspectos antes mencionados de la asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata*.

## ANTECEDENTES GENERALES

### DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS

#### *Periclimenes pedersoni* (Chace, 1958)

Su cuerpo es transparente, con dos líneas blancas que van desde la base del primer par de periópodos, pasan por el dorso y convergen en el margen posterior del tercer somite abdominal. Presenta un número variable de puntos azul violeta en el dorso, los urópodos y el telson. Los tres primeros pares de periópodos presentan marcas azules, violetas y blancas. Sus antenas y anténulas son comúnmente blancas, aunque algunas veces presentan rayas rojas y blancas intercaladas de forma transversal (Criales, 1979). Miden de 1.5 a 5.5 cm de largo (Mahnken, 1972) (Ver Fig. A en Anexos - Figuras). Presenta dimorfismo sexual, el cual es menos aparente en los individuos más pequeños. Es una especie de ontogenia gonocórica, los machos son más pequeños en comparación con las hembras (Bauer, 2004). La larva zoea es pelágica y presenta una adición gradual de apéndices durante el desarrollo larvario (desarrollo anamórfico). En la muda metamórfica de zoea a postlarva, se vuelve bentónica y comienza a parecerse a un adulto (Bauer, 2004).

Presentan gran variabilidad de patrones de coloración a través de distintas zonas geográficas en que han sido observados. Dichas variaciones se detallan en el capítulo I. Presentan también un comportamiento limpiador. Al pasar peces cerca de ellos, realizan movimientos con sus antenas y una característica danza invitando al pez a acercarse. Al establecerse una serie de señales entre el camarón y el cliente, el camarón abandona la protección de la anémona y se acerca al pez. Limpian la piel del pez e ingieren parásitos, tejido muerto y restos de alimento no ingeridos que incluso llegan a limpiar dentro de las cavidades bucales y branquiales del pez, aparentemente con completa inmunidad de ser comidos (Limbaugh *et al.*, 1961; Nuno Simões, com. pers.) (Ver Fig. B en Anexos – Figuras). Aunque se considera que ésta es su principal fuente de alimentación, también se les ha

observado ingiriendo detritos del fondo (Crales y Corredor 1977) y zooplancton (Mahnken 1972). Sin embargo, estudios recientes en laboratorio y campo lo colocan en la categoría de limpiador obligado, dependiendo de las interacciones de limpieza como fuente de alimento durante todo su ciclo vital (Floeter *et al.* 2007). En especímenes de *Periclimenes holthuisi* colectados en el campo, se encontraron en su contenido estomacal crustáceos ectoparásitos de la familia Gnathiidae y de la clase Copepoda (Becker y Grutter, 2004).

Recientemente se llevaron a cabo experimentos de laboratorio en los que se ponía a prueba la capacidad “limpiadora” de algunos camarones. En dichos experimentos se probó un efecto positivo de *P. pedersoni* en la reducción de el ectoparásito *Neobenedenia melleni* sobre el cirujano azul, *Acanthurus coeruleus*. La carga parasitaria en presencia de *P. pedersoni* se redujo aproximadamente a una cuarta parte de aquellos organismos que no tenían acceso a los camarones (McCammon *et al.*, 2010).

Hay una controversia relacionada a si *Periclimenes anthophilus* (Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964) puede considerarse un sinónimo de *P. pedersoni* (Chase, 1958). En la sección de anexos se presenta la tabla en la que se enlista la historia de ambas especies desde que fueron descritas, donde se comparan morfologías, hospederos, distribuciones y hábitos, con especial énfasis en el comportamiento limpiador (Ver Tabla A en Anexos - Tablas).

*P. pedersoni* se encuentra reportado desde los Cayos de Florida, con un nuevo reporte en el Golfo de México (Arrecifes de Veracruz), a través de los arrecifes de Yucatán y Arrecife Alacranes hasta Colombia y parte de Venezuela, además numerosas islas del Caribe (Tabla 1). *P. anthophilus* se encuentra únicamente reportado para Bermudas, donde se asocia casi exclusivamente a *C. gigantea*. Existe solamente un informe de asociación con *Actinia bermudensis* (Tabla 2).

A continuación se presentan dos tablas modificadas de Silbiger y Childress (2008). En la Tabla 1 se presentan los hospederos en que se reportó *P. pedersoni*, incluidas observaciones personales de viajes al Caribe mexicano, costa de Yucatán, y otros sitios, por parte del Dr. Nuno Simões y alumnos de la UMDI Sisal. En la Tabla 2 se citan los

hospederos en los que reportó *P. anthophilus*. En ambas tablas se indica la localidad del reporte y su correspondiente cita.

Tabla 1: Asociaciones de *Periclimenes pedersoni* (Modificada de Silbiger y Childress, 2008).

| HOSPEDERO                                  | LOCALIDAD                              | CITA   |
|--|--|--|
| <i>Aiptasia pallida</i> Verrill, 1864      | Santa Marta, Colombia                  | Criales, 1984  |
| <i>Antipathes pennacea</i> Pallas, 1766    | Bonaire, Antillas Holandesas           | Spotte, 1995   |
| <i>Bartholomea annulata</i> Lesueur, 1817  | Bahamas                                | Limbaugh <i>et al.</i> , 1961  |
|  | St. John, Islas Vírgenes de EEUU       | Mahnken, 1972  |
|  | Antigua                                | Chace, 1972  |
|  | St. Vincent                            | Criales y Corredor, 1977,<br>Tom Doepner, com. pers.                         |
|  | Santa Marta, Colombia                  | Criales, 1984  |
|  | Pine Cay, Turks y Caicos               | Spotte <i>et al.</i> , 1991  |
|  | St. Thomas, Islas Vírgenes de EEUU     | Spotte <i>et al.</i> , 1991  |
|  | Summerland Key, Florida                | Mihalik, 1989; Gwaltney y<br>Brooks, 1994                                    |
|  | Bonaire, Antillas Holandesas           | Wicksten, 1995   |
|  | Arrecife Alacranes, Yucatán,<br>México | Nuno Simões, Ricardo<br>González, Alí Espinosa,<br>com. pers                 |
|  | Arrecifes de Veracruz, México          | José Luis Tello, com. pers.  |
|  | Caribe Mexicano                        | Campos, 2009. Nuno<br>Simões, Alí Espinosa,<br>Manuel Oseguera, com.<br>pers |
|  | Arrecifes de Sisal, Yucatán, México    | Nuno Simões, Alí Espinosa,<br>com. pers                                      |
|  | Guadalupe                              | Alain Goyeau, Patrick<br>Thomas, Vincent Maran,<br>com. pers.                |
|  | Utila, Honduras                        | Tom Doepner, com. pers.  |
|  | Providenciales                         | Tom Doepner, com. pers.  |
|  | West Caicos                            | Tom Doepner, com. pers.  |
| <i>Bunodosoma granulifer</i> Leseur, 1817  | Santa Marta, Colombia                  | Criales, 1984  |
| <i>Cassiopea xamachana</i> Bigelow, 1892   | Santa Marta, Colombia                  | Criales, 1984  |
| <i>Cerianthus</i> sp.                      | Santa Marta, Colombia                  | Criales, 1984  |
| <i>Condylactis gigantea</i> Weinland, 1860 | St. Vincent                            | Criales y Corredor, 1977   |
|  | Pine Cay, Turks y Caicos               | Spotte <i>et al.</i> , 1991  |
|  | Long Key, Florida                      | Mihalik, 1989; Gwaltney y<br>Brooks, 1994                                    |
|  | Bonaire, Antillas Holandesas           | Wicksten, 1995   |
|  | Arrecife Alacranes, Yucatán,<br>México | Nuno Simões, Ricardo<br>González, Alí Espinosa,<br>com. pers.                |
|  | Caribe Mexicano                        | Campos, 2009. Nuno<br>Simões, Alí Espinosa,<br>Salvador Zarco, com. pers     |
|  | Martinica                              | Anne Prouzet, Veronique<br>Lamare, com. pers.                                |

|   |   |   |
|---|---|---|
| <i>Discosoma (Rhodactis) sanctithomae</i><br>Duchassaing and Michelotti, 1860 | Lee Stocking Island, Bahamas            | Williams y Williams, 2000                                     |
|   | Bahía Gayraca, Santa Marta,<br>Colombia | Sven Zea, com. pers. 2008                                     |
| <i>Heteractis lucida</i> Duchassaing and<br>Michelotti, 1864                  | St. Vincent                             | Criales y Corredor, 1977                                      |
|   | Arrecife Alacranes, Yucatán,<br>México  | Nuno Simões, Ricardo<br>González, Alí Espinosa,<br>com. pers. |
|   | Boca del Toro, Panamá                   | Nuno Simões, com. pers.                                       |
| <i>Lebrunia danae</i> Duchassaing and<br>Michelotti, 1860                     | Tulum, Q. Roo, México                   | Nuno Simões, com. pers.                                       |
|   | Grand Bahama, Bahamas                   | Herrnkind <i>et al.</i> , 1976                                |
| <i>Lima scabra</i> Born, 1778   | Santa Marta, Colombia                   | Criales, 1984   |
|   | Providenciales, Turks y Caicos          | Spotte <i>et al.</i> , 1991                                   |
| <i>Ragactis lucida</i> Andres, 1883   | Exuma Cays, Bahamas                     | Spotte, 1995  |
|   | Arrecife Alacranes, Yucatán,<br>México  | Alí Espinosa, com. pers.                                      |
|   | Arrecife Alacranes, Yucatán,<br>México  | Alí Espinosa, com. pers.                                      |
|   | Martinica                               | Veronique Lamare, com.<br>pers.                               |
| <i>Ricordea florida</i> Duchassaing and<br>Michelotti, 1860                   | Curacao                                 | Tom Doepner, com. pers.                                       |
|   | La Parguera, Puerto Rico                | Williams y Williams, 2000                                     |
|   | Boca del Toro, Panamá                   | Nuno Simões, com. pers.                                       |
|   | Caribe mexicano                         | Nuno Simões, Alí Espinosa,<br>Manuel Oseguera, com.<br>pers.  |

Tabla 2: Asociaciones de *Periclimes anthophilus* (Tomada de Silbiger y Childress, 2008).

| HOSPEDERO                                     | LOCALIDAD | CITA  |
|---|-----------|---|
| <i>Actinia bermudensis</i><br>McMurrich, 1889 | Bermudas  | Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964; Chace, 1972   |
| <i>Condylactis gigantea</i><br>Weinland, 1860 | Bermudas  | Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964; Chace, 1972; Sargent y<br>Wagenbach, 1975; Nizinski, 1989 |

En general, *P. pedersoni* habita en zonas protegidas de corrientes violentas a través de áreas entre la barrera coralina y las planicies de arena, particularmente cerca de puntos sumergidos prominentes o en espacios entre cabezas de coral. Se puede ver asociado a *B. annulata* en casi cada región en la que se encuentre, excepto en el oeste de Florida (Mahnken, 1972; Limbaugh *et al.*, 1961).

***Bartholomea annulata* (Le Sueur, 1817)**

Posee tentáculos transparentes de hasta 12.5 cm con anillos intercalados cafés y blancos. Los anillos blancos son baterías de nematocistos y las bandas cafés son agrupaciones de dinoflagelados simbioses (Kaplan, 1999). El diámetro del círculo que forman los tentáculos expuestos mide de 14 a 20 cm (Humann y DeLoach, 2002). Se distribuye comúnmente en el Caribe, Bahamas y Florida (Humann y DeLoach, 2002) (Ver Fig. C en Anexos – Figuras).

# CAPÍTULO 1 – DIFERENCIAS EN ARREGLOS CORPORALES DE PIGMENTACIÓN EN DISTINTAS ZONAS GEOGRÁFICAS

## INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Los colores presentes en los carídeos son derivados de pigmentos, que se pueden localizar en la cutícula o en las células internas llamadas cromatóforos. Las astaxantinas y otras xantofilas, como la cantaxantina, se pueden conjugar químicamente con proteínas, y las carotenoproteínas resultantes producen una gran variedad de colores (Bauer, 2004). En invertebrados marinos, las carotenoproteínas son utilizadas en coloraciones crípticas y como atrayentes en rituales de apareamiento, entre otros (Cianci *et al.*, 2001). Un carotenoide en particular, la astaxantina, es abundante en las carotenoproteínas verdes y moradas/azules. La naturaleza de las astaxantinas varía en distintos invertebrados (Cianci *et al.*, 2001).

En la mayoría de las especies de carídeos, el patrón básico de coloración es relativamente constante. De hecho, dicho patrón puede ser usado para caracterizar a la especie (Anker, 2001; Anker *et al.*, 2008). Sin embargo puede haber gran variación entre individuos de la misma especie. La variación puede ser tan grande que se podrían ver distintos morfos de coloración como diferentes especies (Bauer, 2004).

En un estudio que realizó Spotte (1997), analizó variaciones sexuales y regionales en la morfología del camarón *P. yucatanicus*. Se basó en 99 especímenes de Bahamas, Islas Turks y Caicos, Antillas Holandesas, Honduras y los Cayos de Florida. Aún cuando los individuos presentaban diferencias de coloración, la gran mayoría de las variables morfológicas medidas mostraron diferencias menores entre sexos, y no se encontraron diferencias regionales importantes. Por lo tanto, se determinó que aún cuando los patrones de coloración variaran, no había suficiente evidencia morfológica para dictaminar que fueran especies distintas.

Las distintas coloraciones dentro de cada especie de carídeos pueden deberse a tres tipos de cambios: fisiológicos (rápidos, pueden ocurrir en minutos), morfológicos

(graduales, pueden tardar semanas en ocurrir) y genéticos (heredados). Los cambios fisiológicos se deben a la dispersión o contracción de los pigmentos dentro de los cromatóforos de los cromosomas. Estos pueden ocurrir a lo largo del día. Por ejemplo, el ajuste de color para el mimetismo con el fondo, o la pérdida de color durante la noche de varias especies. Los cambios morfológicos se deben a una alteración en el tipo, número y arreglo de cromosomas en el cuerpo, así como la cantidad y tipo de pigmentos. Se pueden dar como adaptación de camuflaje, modificando la coloración del camarón cuando es cambiado de medio. Las diferencias genéticas de coloración se deben a caracteres heredados que pueden diferir entre regiones, resultante de diferencias de comportamiento, elección de hábitat y hábitos reproductivos (Bauer, 2004).

Varios trabajos se han realizado en lo referente a coloración en camarones carídeos. Uno de los primeros estudios realizados fue el de Bauer (1981), que analizó las diferencias en los cromatóforos de *Heptacarpus pictus* y *H. paludicola* colectados en distintas localidades. Estos camarones habitan en charcas intermareales del este del Océano Pacífico. Describió 5 morfotipos para *H. pictus* y 2 para *H. paludicola* dependiendo de los patrones de coloración. Vio que dichos patrones son distintos entre el día y la noche, variables en edad y sexo, y dependientes de las condiciones de visibilidad de las aguas que habitan. Por ejemplo, en charcas claras, los camarones mostraban patrones coloridos en tonos verde principalmente, simulando algas. En aguas turbias, la coloración estaba prácticamente ausente.

En el caso de asociación interespecífica, los cambios de coloración (en al menos uno de los organismos asociados), ya sean modulados fisiológica o morfológicamente (corto o mediano plazo), o genéticos (largo plazo) pueden ser disparados por la interacción positiva que se puede dar entre ambos organismos. Se ha discutido ampliamente que la importancia ecológica y evolutiva de la interacción positiva entre especies ha sido poco apreciada por la mayoría de los biólogos (Stachowicz y Hay, 2000). Mientras que hay varios factores que contribuyen a este asunto, parte de la razón para la poca atención dada al mutualismo y otras asociaciones positivas puede ser que la naturaleza y fuerza de estas interacciones es por lo regular altamente variable (Stachowicz

y Hay, 2000). Aunque muchos biólogos reconocen que el resultado de las interacciones bióticas es variable dependiendo de las condiciones locales, pocos estudios determinan como estos cambios pueden alterar la evolución de la especie en escalas geográficas (Stachowicz y Hay, 2000).

En sus estudios en las islas Turks y Caicos (pequeño conjunto de islas que se encuentra al norte de Haití y República Dominicana), Spotte (1991) describió los patrones de coloración para *Periclimenes rathbunae*, comparando adultos contra juveniles. Encontró que las diferencias de coloración no sólo dependían de la edad, sino también del hospedero en el que fue encontrado cada individuo. Sugirió que aunque limitada, esta especie posee la capacidad de modificar su coloración dependiendo del hospedero en el que se encuentre.

Las poblaciones que quedan aisladas y desarrollan una especialización al interactuar con otra u otras especies pueden exhibir adaptaciones morfológicas o conductuales locales que benefician la asociación (Stachowicz y Hay, 2000). Los procesos evolutivos que llevan a la divergencia y especialización (muy comunes entre los carídeos) sugieren que la conectividad entre poblaciones puede estar limitada (Mathews, 2006).

En lo referente a la conectividad entre zonas geográficas, Salas *et al.* (2010) predijeron, a través de modelos biofísicos acoplados de dispersión de larvas, que los arrecifes de Costa Rica-Panamá constituyen una región demográficamente aislada en el Caribe occidental. En dicho trabajo se encontró para *Stegastes partitus* (damisela bicolor), que había una diferencia genética significativa entre las poblaciones de los arrecifes de Costa Rica-Panamá y las poblaciones del Sistema Arrecifal Mesoamericano.

En el caso particular de México, existen evidencias de que los niveles de conectividad ecológica en los arrecifes del Golfo de México es baja, y que existen gradientes decrecientes en riqueza y abundancia de especies del Caribe mexicano al interior del Golfo de México, en sentido este-oeste y sur-norte (Jordán-Dahlgren, 2002). Este patrón no se puede explicar solamente por factores como arreglo geográfico, morfología de los arrecifes, adecuación del hábitat, efectos de las tormentas o impacto antropogénico. Dicho patrón puede reflejar limitaciones en conectividad ecológica a

mesoescala, variablemente afectado por la dinámica de corrientes del océano y la costa, así como por efectos continentales y locales (Jordán-Dahlgren, 2002). Aunque el trabajo de Jordán-Dahlgren (2002) en el Golfo de México se refiriera a organismos sésiles (gorgonáceos), es posible aplicar dicha teoría a la dispersión de *P. pedersoni*, ya que ambos presentan larvas planctónicas, y aunque *P. pedersoni* no es en sí un organismo sésil, se asocia invariablemente a organismos que sí lo son.

Chávez-Hidalgo (2009) evaluó la conectividad entre los arrecifes del Caribe mexicano y los del Golfo de México. Los análisis de agrupamiento con base en distancia geográfica, distancia en días de transporte debido a corrientes, parámetros ambientales y similitud biológica entre localidades, permitieron identificar tres grupos definidos: arrecifes del Caribe mexicano, arrecifes de la plataforma yucateca (banco de Campeche), y arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Las larvas de *Periclimenes pedersoni* presentan una fase larvaria planctónica de entre 18 y 21 días (Goy, 1990; Nuno Simões, Andrés Altamira, Manuel Amaral, com. pers.), lo que podría aumentar su potencial de dispersión a través del Caribe y Golfo de México, y por lo tanto, generar una alta recombinación genética entre las poblaciones. Sin embargo, hay al menos un par de factores que pueden ocasionar retención local, como la presencia de giros de corrientes, comunes a través del Caribe (Molinari *et al.*, 1981; Kinder, 1983; Centurioni y Niiler, 2003) y el comportamiento de las larvas (natación activa). Dichos factores podrían explicar una baja conectividad entre poblaciones y las diferencias morfológicas que se presenten entre ellas.

Por lo anterior, se parte del principio de que las poblaciones presentan una conectividad reducida. De ser esto cierto, deberían existir patrones de coloración con mayores variaciones entre distintas poblaciones y mayor homogeneidad dentro de una misma población. Incluso se puede dejar abierta la hipótesis de que la variabilidad dentro de las mismas poblaciones puede ser ocasionada por factores distintos a variabilidad genética, como por ejemplo, dimorfismo sexual, cambios adaptativos rápidos (fisiológicos), o cambios adaptativos estacionales (morfológicos), entre otros.

En el presente trabajo se toman en cuenta los cambios de coloración que se dan a lo largo del desarrollo ontogénico y los que existen entre distintas poblaciones, sin dejar de lado la variabilidad natural que se da entre organismos de una misma población. Se pretende demostrar que hay mayor variabilidad entre poblaciones (tomando en cuenta la etapa ontogénica) que dentro de éstas.

## **OBJETIVO**

Documentar los distintos arreglos corporales de pigmentación (colores, cantidad y distribución de ellos) que presenta *P. pedersoni* a lo largo de su distribución geográfica, así como en distintas etapas de vida.

## **HIPÓTESIS**

Dependiendo de la región en que se registre el individuo, y dentro de ésta, la etapa de vida en que se encuentre, presentará distintos arreglos espaciales de pigmentación, incluyendo tonalidades, cantidad y distribución. Hay patrones generales de pigmentación característicos de cada localidad geográfica, y en ésta, de cada etapa de vida.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

De las salidas de campo y fotografías de individuos de *P. pedersoni* que nos fueron proporcionadas de distintas partes del Caribe, se seleccionaron únicamente las fotografías en que se podían distinguir las características en que se basaron los patrones generales de coloración. Los criterios fueron los siguientes: tamaño (chico = 1, mediano =2, grande =3), bandas en las antenas (presente = 1, ausente = 0), quinto par de pereiópodos pigmentado (presente = 1, ausente = 0), ocelos claramente definidos en los urópodos (manchas circulares o semicirculares) (presente = 1, ausente = 0), patrón de pigmentación (de 0% a

33% del dorso pigmentado = 1, de 33% a 66% del dorso pigmentado = 2, de 66% a 100% del dorso pigmentado = 3), condición reproductiva (individuo ovígero = 1, individuo no ovígero = 0). Así mismo se documentó el hospedero en que fue encontrado, el nombre de las fotografías y el autor o autores de las mismas. Se dividió la tabla en zonas geográficas, y dentro de cada una de estas, la localidad específica.

Se obtuvieron un total de 608 fotografías de un total de 150 individuos distintos, pertenecientes a 19 localidades de 11 zonas geográficas distintas (Ver Tabla B en Anexos - Tablas). En base a dichas fotografías, se tomaron las coloraciones más comunes de cada región. En regiones donde el número de imágenes fue suficiente para documentar variabilidad dentro de las mismas localidades, se generaron uno, e incluso dos patrones alternativos (marcados en su caso como 2 y 3). El orden en que están acomodados los patrones corresponde al orden en que se encuentran respecto a la dirección de las principales corriente del Caribe, desde las Antillas Menores al este hasta el Golfo de México al oeste (Ver Figura 1).



Figura 1: Mapa de las zonas geográficas en que fueron tomadas las fotografías, incluyendo la ubicación de *P. anthophilus*. 1 = Martinica y Guadalupe, 2 = San Vicente, 3 = Curacao, 4 = Caicos occidental, 5 = Providenciales, 6 = Colombia, 7 = Panamá, 8 = Caribe mexicano, 9 = Arrecifes de Sisal (Banco de Campeche), 10 = Arrecife Alacranes, 11 = Arrecifes de Veracruz, 12 = Bermudas.

Los patrones se dividieron en cada región para adultos y juveniles. La guía principal para escoger individuos adultos fue el tamaño. Otros factores que ayudaron fueron el estado ovígero (que por sí mismo no puede definir la coloración de un adulto, debido a posible dimorfismo sexual), la presencia de bandas en las antenas (presentes en todos los individuos de menor tamaño contabilizados como chicos, en los individuos de tamaño intermedio se encuentran generalmente en la base de las antenas y en los registrados como adultos están ausentes casi en la totalidad de los casos), y la posición respecto al hospedero (la presencia de los juveniles normalmente se da a los costados, en el fondo o fundamentalmente más separados del hospedero; comúnmente son sub-contabilizados debido a su alta transparencia).

A partir de las fotografías en que emergía un patrón, se rellenaron con ayuda del programa Adobe Photoshop las coloraciones sobre un dibujo base para adultos y juveniles de cada región. Se realizó tanto en vista dorsal como en lateral. Los dibujos base fueron tomados de la descripción original de la especie (Chase, 1958). Los autores de las fotografías se incluyen en la base de datos de las imágenes utilizadas por localidad (Ver Tabla B en Anexos - Tablas). Se incluye también una imagen con todas las fotografías utilizadas para crear los patrones, indicando al principio de cada serie el lugar de procedencia (Ver Fig. D en Anexos - Figuras).

Se incluye también una imagen de *P. anthophilus*, creada a partir de la descripción de Holthuis y Eibl-Eibesfeldt (1964) y con base en las imágenes de patrones de pigmentación incluidas en su artículo. El color se basó en una fotografía a color incluida en el libro: "Marine fauna and flora of Bermuda: A systematic guide to the identification of marine organisms" (Sterrer y Schoepfer-Sterrer, 1986) (Ver Figura 18).

Los resultados obtenidos en los patrones de coloración tendieron a ser distintos entre etapas ontogénicas y localidades geográficas. Sin embargo, debido a que en principio no se sabía si se tendrían grupos definidos, se aplicó un Análisis de Conglomerados (Cluster Analysis) a los datos de la Tabla B (Ver Anexos – Tablas). Este análisis permitió investigar si se tenía alguna evidencia de la formación de grupos de ejemplares, con base en las mediciones de las variables.

El cálculo de la distancia entre individuos se hizo por medio del porcentaje de desacuerdo (ya que las variables fueron medidas en escala discreta). El método de conglomerar a los sujetos fue el de liga completa. En la base de datos se tienen 150 ejemplares, 20 de los cuales presentan algún dato faltante. Además, se tienen zonas geográficas con menos de 4 ejemplares, las cuales tampoco fueron consideradas en este análisis. Así, el análisis se realizó utilizando 125 ejemplares, para los que se cuenta con la información de las seis variables.

## RESULTADOS

Para la zona que de Martinica y Guadalupe se contó con 14 fotografías de 14 individuos distintos, todos adultos. El patrón obtenido fue el siguiente (Fig. 2):

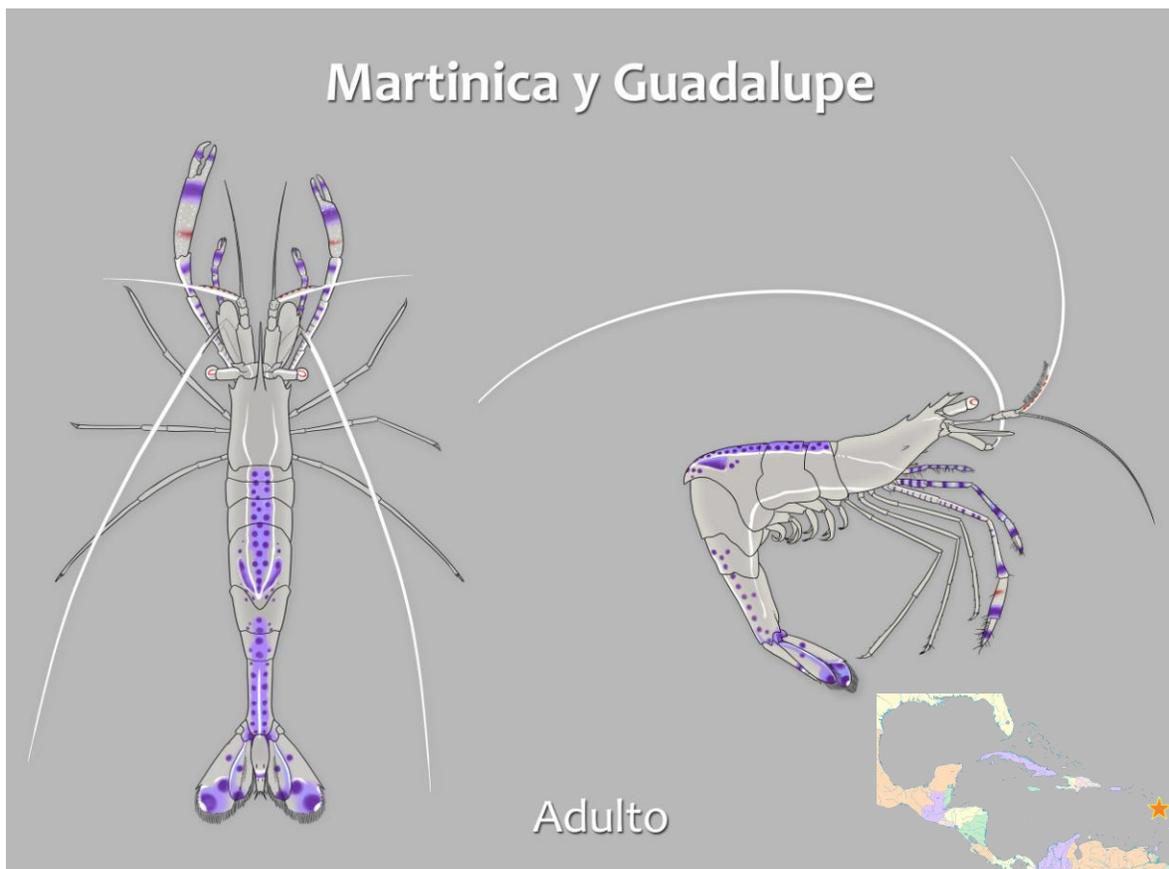


Figura 2: Patrón general de coloración de Martinica y Guadalupe, con mapa de localización.

En este patrón se pueden observar dos ocelos en cada urópodo, presentes en la mayoría de los organismos fotografiados en el Caribe. Otra característica común entre éstos fue la ausencia de pigmentación en el quinto par de pereiópodos. La pigmentación en el dorso esta claramente delimitada por líneas blancas. El tercer par de maxilípedos y el primer par de pereiópodos presenta bandas transversales alternadas de morado y blanco. En el segundo par de pereiópodos las bandas moradas son más pequeñas y escasas.

Para San Vicente se contó con 3 fotografías de 3 individuos distintos que presentaron las mismas características básicas, por lo cual se pudo elaborar un diseño común para los tres (Fig. 3):

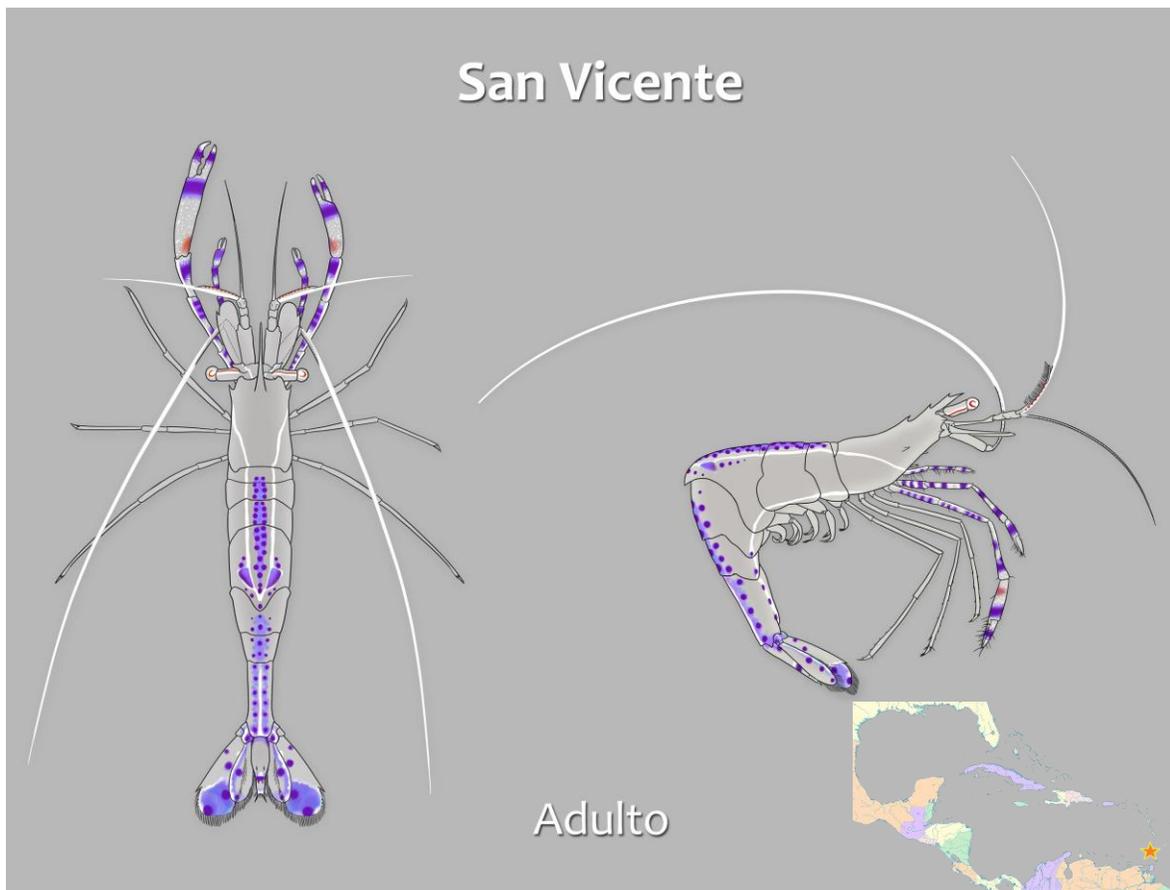


Figura 3: Patrón general de coloración de San Vicente, con mapa de localización.

Aquí también se pueden observar los dos ocelos en los urópodos, aunque no tan definidos. El tercer par de maxilípedos, así como el primer y segundo par de pereiópodos,

presentan alternancia de franjas blancas con moradas. La pigmentación en el dorso se encuentra delimitada por franjas blancas, aunque es un poco menor que la presente en Islas del Caribe. Tampoco presenta pigmentación en el quinto par de pereiópodos.

Para Curacao se obtuvo una sola fotografía de un único organismo, a partir de la cual se generó el siguiente dibujo (Fig. 4):

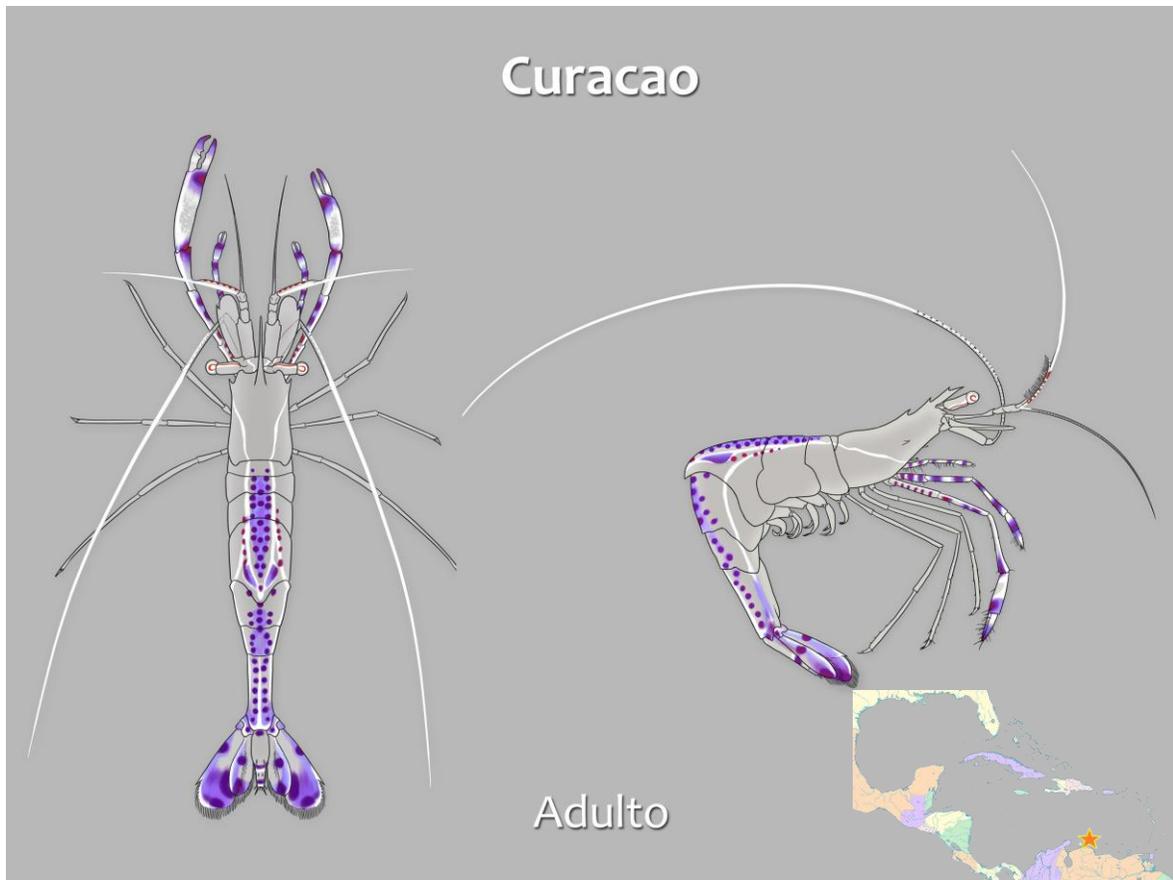


Figura 4: Patrón general de coloración de Curacao, con mapa de localización.

En este patrón los ocelos en los urópodos no se encuentran bien definidos. La pigmentación en la mayor parte del dorso se encuentra delimitada por marcadas líneas blancas, que presentan arreglos distintos a las del resto de los organismos fotografiados, aunque presenta también algunos puntos rojizos fuera de estas líneas. La pigmentación es continua hasta los urópodos. Se notan bandas de tonos morados en el telson. Tampoco hay presencia de pigmentación en el quinto par de pereiópodos.

De *Caicos occidental* sólo se contó con 1 fotografía de 1 individuo. Debido a la posición en que fue retratado, fue posible generar un dibujo dorsal y uno lateral del organismo (Fig. 5).

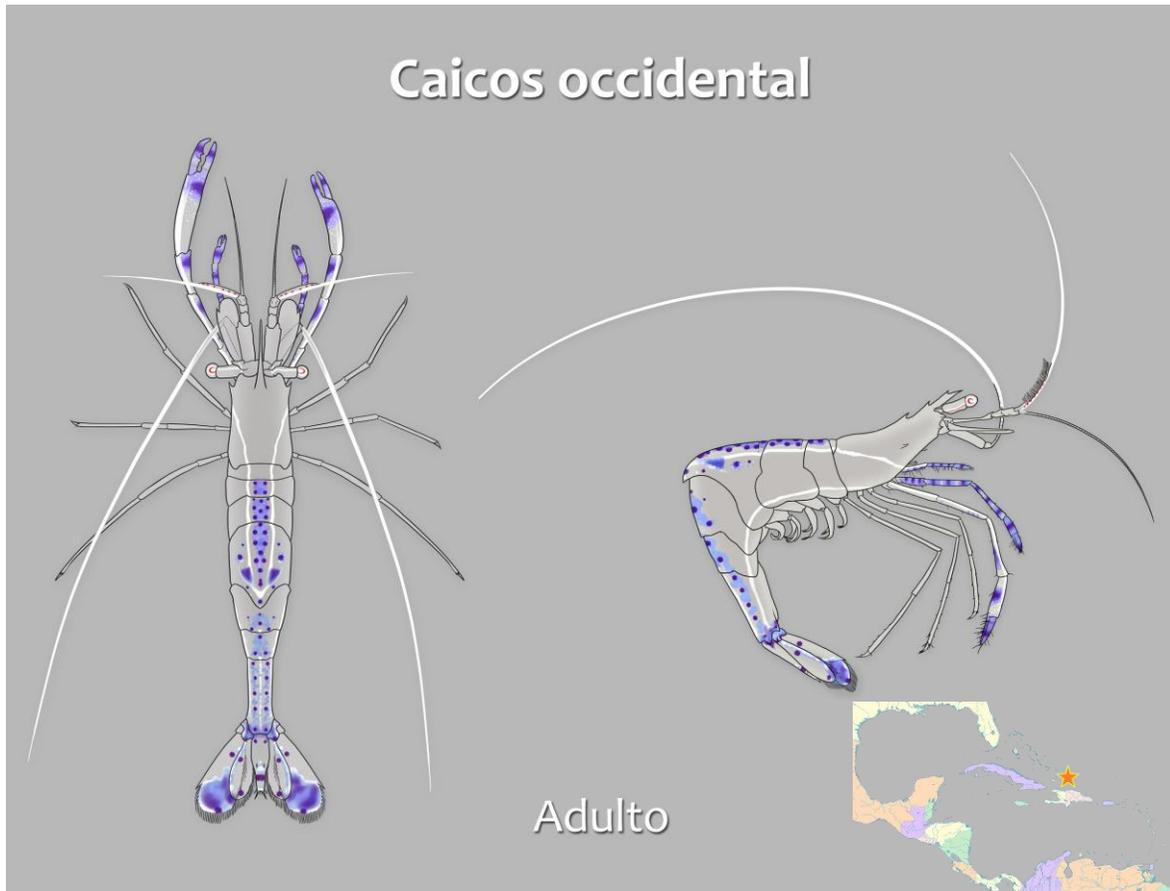


Figura 5: Patrón general de coloración de *Caicos occidental*, con mapa de localización.

Los urópodos presentan manchas que podrían parecer ocelos, aunque muy difuminados. La pigmentación en todo el dorso es media, con puntos morados fuera de las líneas blancas. Desde la joroba hasta los urópodos presenta una leve pigmentación azul, con pequeños puntos morados. Tampoco presenta pigmentación en el quinto par de pereiópodos. El tercer par de maxilípedos y el primer par de pereiópodos se encuentran casi completamente pigmentados de tonos azules y morados, con tenues franjas blancas.

De Providenciales se obtuvieron 3 fotografías de 2 individuos distintos. Debido a que no había grandes diferencias entre ellos (aún cuando eran de localidades distintas), se pudo generar un dibujo que caracteriza a ambos (Fig. 6):

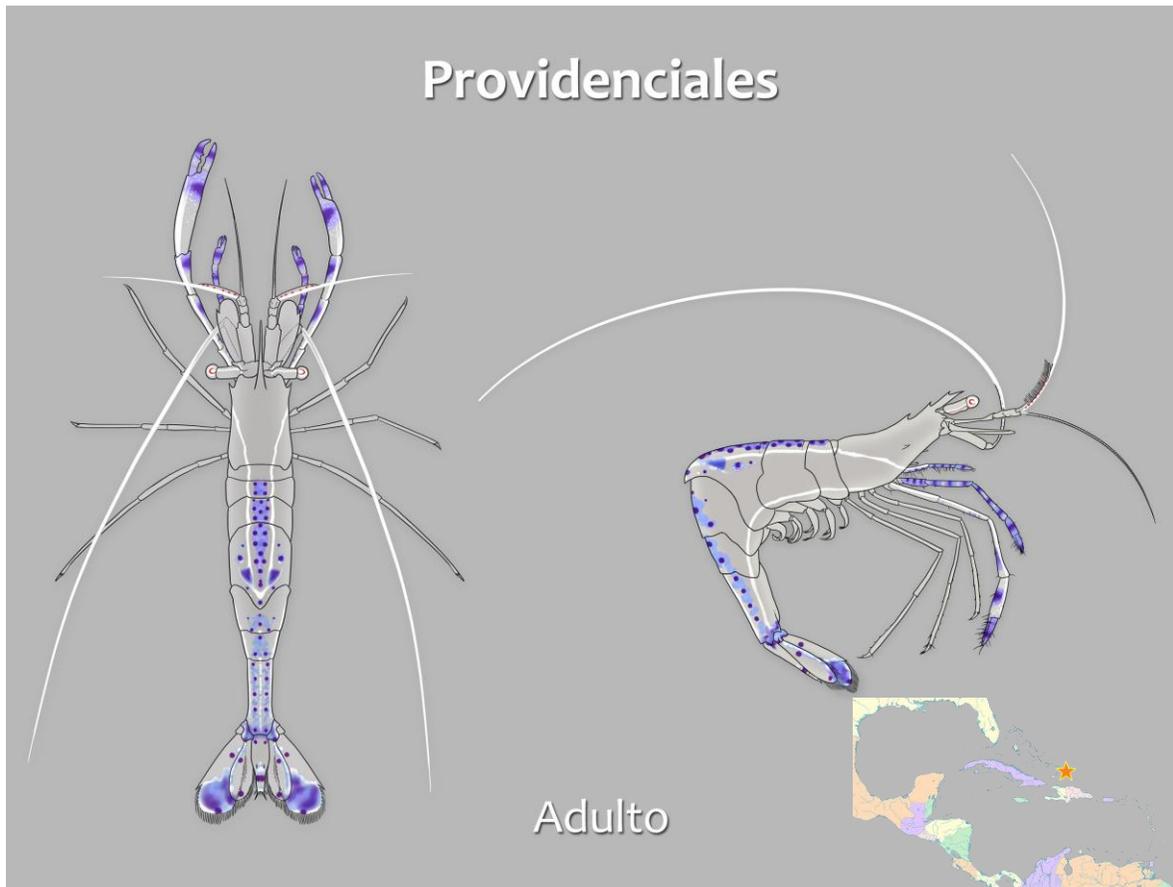


Figura 6: Patrón general de coloración de Providenciales, con mapa de localización.

Al igual que en el patrón de Caicos occidental, los urópodos presentan manchas que aparentan ocelos muy difuminados, y también el tercer par de maxilípedos y el primer par de pereiópodos se encuentran casi completamente pigmentados de tonos azules y morados, con tenues franjas blancas. La pigmentación y el diseño de líneas y puntos en el dorso son muy parecidos a los de Caicos occidental. Tampoco presenta pigmentación en el quinto par de pereiópodos.

Se obtuvieron 3 fotografías de 4 organismos distintos de la Bahía de Santa Marta, Colombia, todos adultos. Los individuos prácticamente no presentaron diferencias de pigmentación entre ellos (Fig. 7).

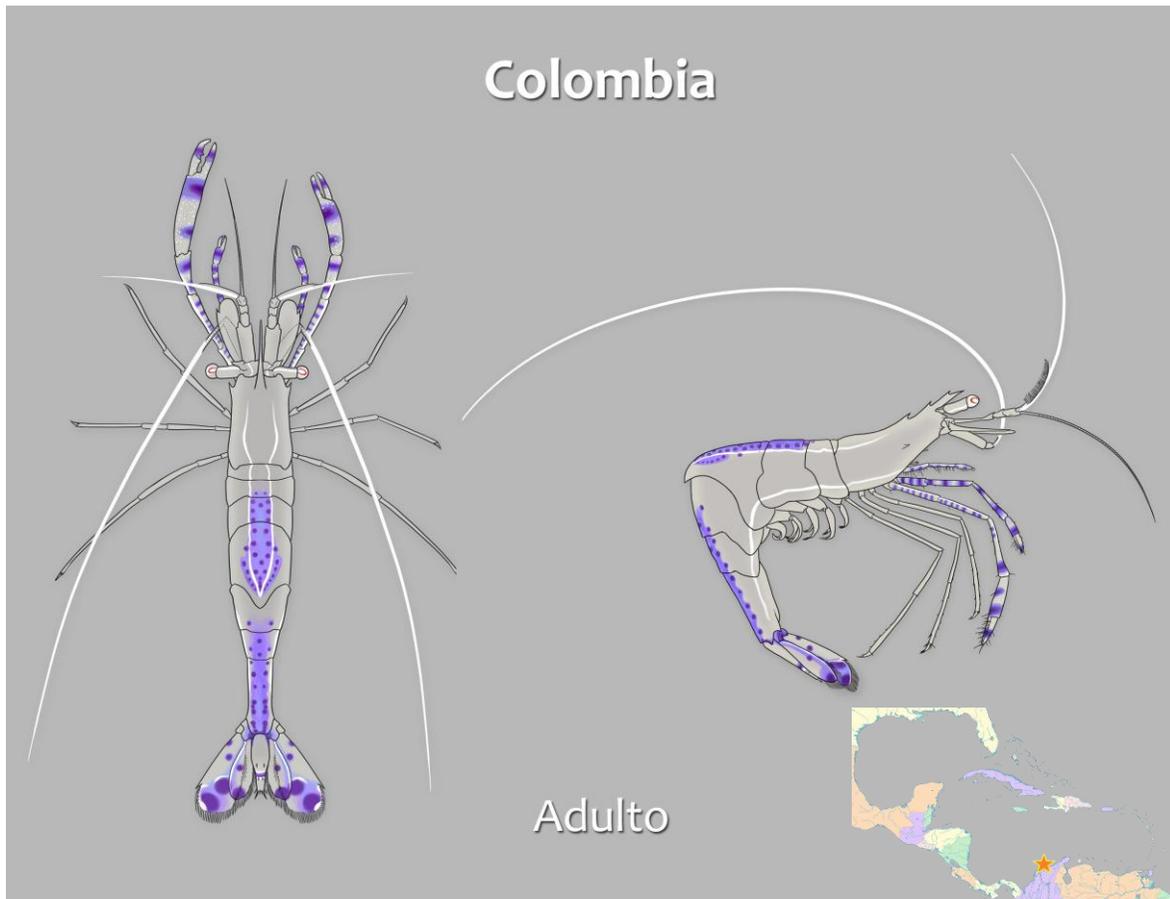


Figura 7: Patrón general de coloración de Colombia, con mapa de localización.

Aquí se aprecian de nuevo los dos ocelos definidos en cada urópodo. La pigmentación morada es escasa en el dorso y en el tercer par de maxilípedos y primer y segundo par de pereiópodos. Las líneas blancas del dorso y del abdomen son tenues. No presenta las manchas azules en la joroba como los individuos de Caicos occidentales y Providenciales. No presenta pigmentación en el quinto par de pereiópodos.

Las fotografías de Panamá corresponden a organismos capturados que fueron anestesiados con el propósito de fotografiarlos. Se analizaron un total de 192 fotos correspondientes a 26 individuos distintos (juveniles y adultos). Estos organismos

presentaron diferencias marcadas en los patrones de coloración, por lo que se generaron 3 patrones dominantes. El patrón principal es el siguiente (Fig. 8):

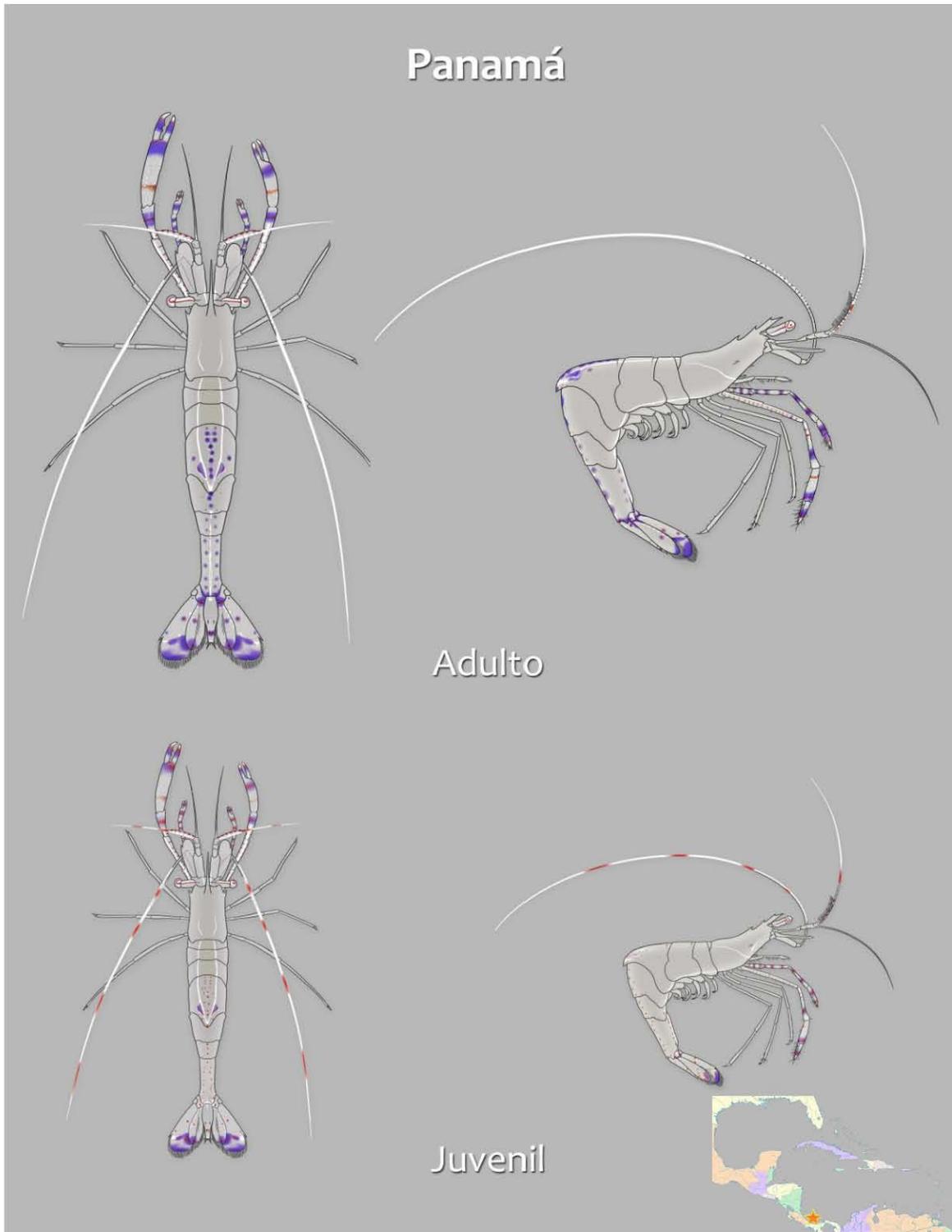


Figura 8: Patrón principal de coloración de Panamá, con mapa de localización.

Los individuos fotografiados de Panamá muestran marcadas diferencias con respecto a los organismos del resto del Caribe. En el patrón dominante, la pigmentación es muy baja, y con tendencia hacia tonalidades entre rojo y amarillo, más que azul y morado. Los puntos morados se sustituyen por puntos rojos más pequeños.

Los urópodos no presentan ocelos circulares definidos. De hecho, es la localidad en que son más irregulares, tomando en cuenta que en la mayoría de las localidades se presentan ocelos circulares o semicirculares.

El primer y segundo par de pereiópodos muestran baja pigmentación morada, y en el segundo par de pereiópodos hay varias bandas de tonalidades rojas. Las líneas blancas a través del cuerpo son muy tenues, en especial en el abdomen.

El segundo patrón en dominancia (primer patrón alternativo) presentó también muy baja pigmentación. De hecho es el único documentado en que la coloración roja es dominante, con tan sólo algunos puntos morados en el dorso, y algunos tonos azules alrededor de las bandas rojas en el primer y segundo par de pereiópodos.

Al igual que en el patrón dominante, en este patrón alternativo no se definen los ocelos circulares en los urópodos, aunque no son tan irregulares (Fig. 9).

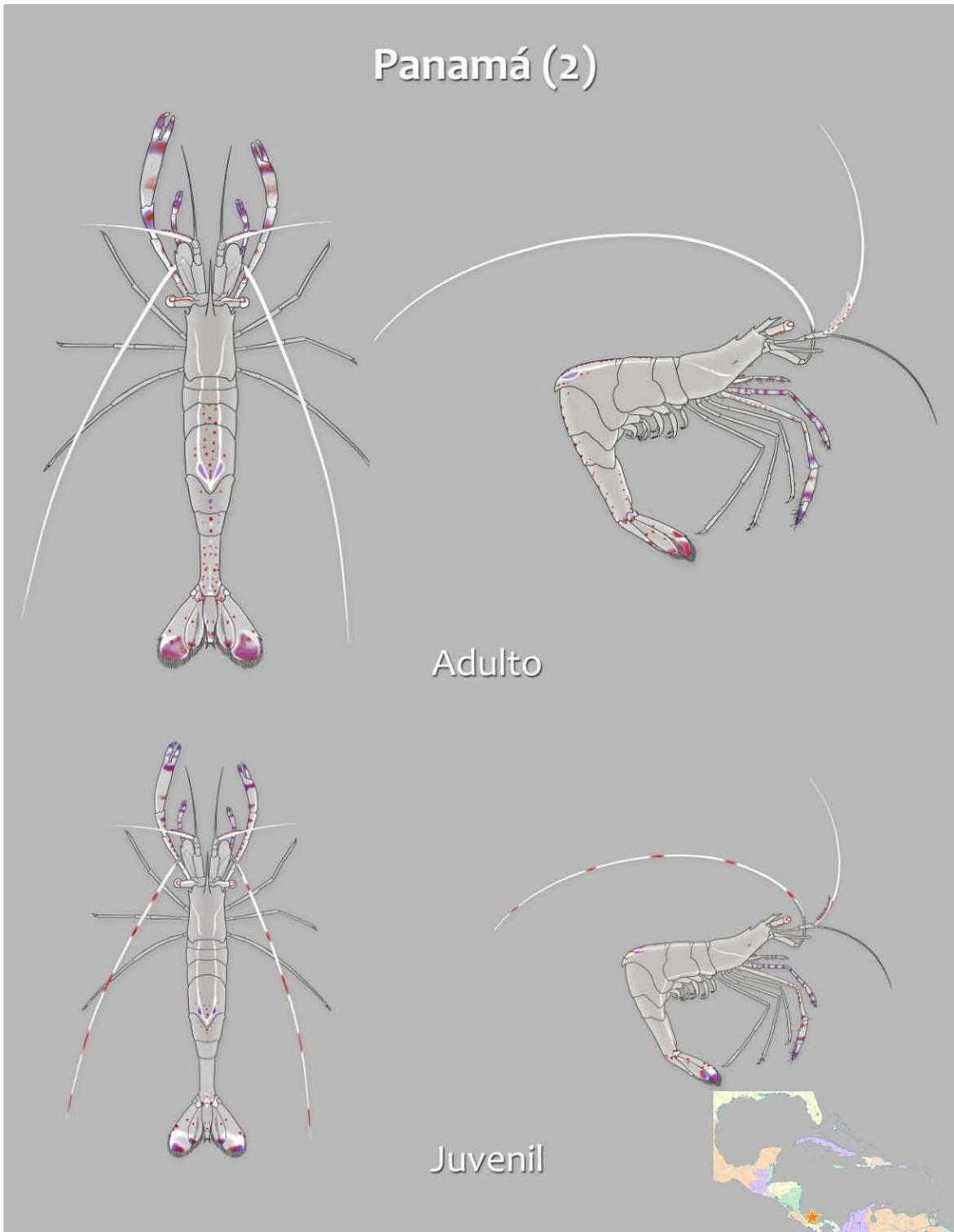


Figura 9: Primer patrón alternativo de coloración de Panamá, con mapa de localización.

El tercer patrón encontrado (segundo patrón alternativo) en estos organismos es el siguiente (Fig. 10):

## Panamá (3)

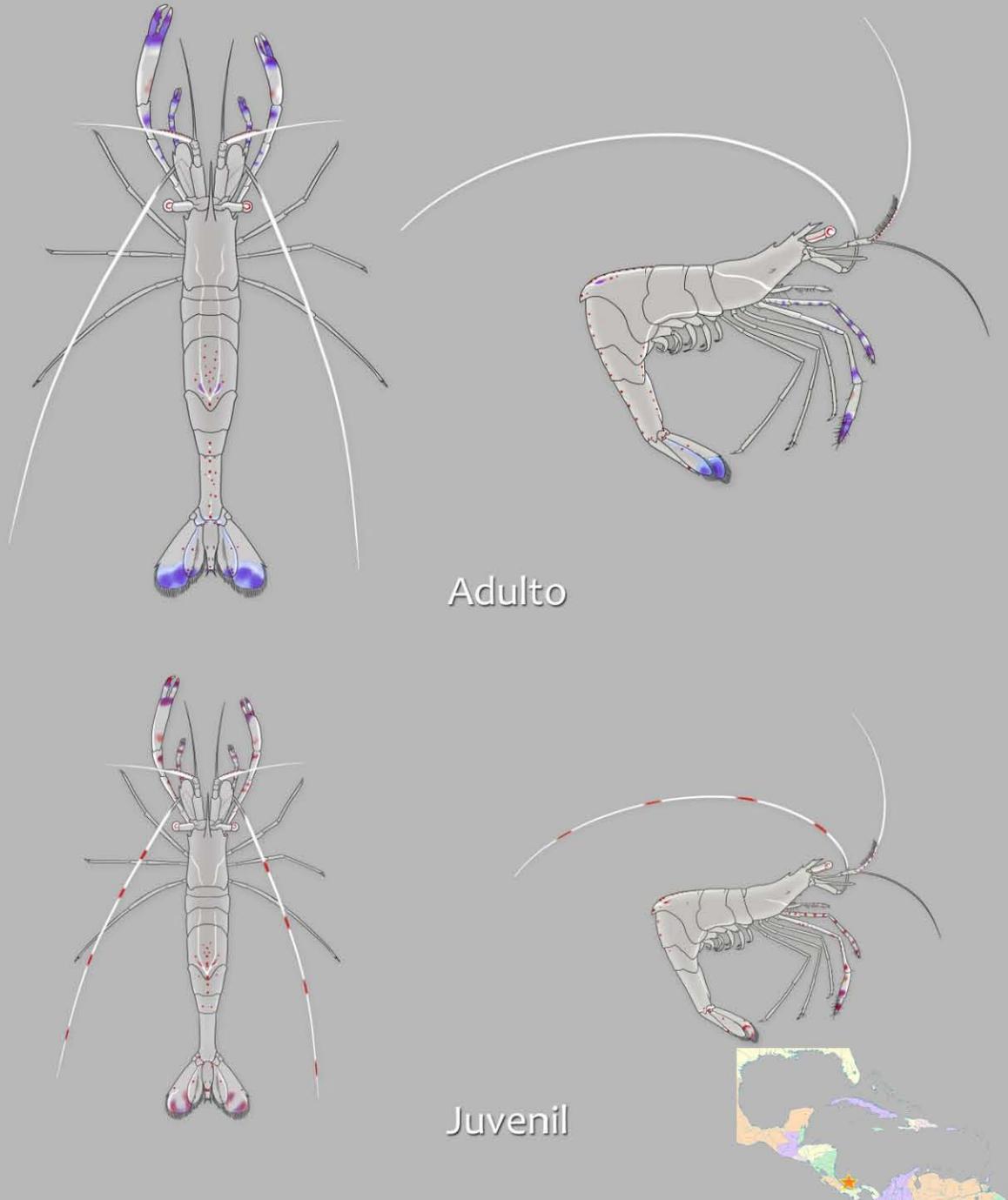


Figura 10: Segundo patrón alternativo de coloración de Panamá, con mapa de localización.

En este patrón, a diferencia de los dos anteriores, se notan dos ocelos ligeramente definidos en cada urópodo. La pigmentación es bastante menor que en los dos anteriores

patrones, aunque coincide con el primer patrón alternativo en la predominancia de tonos rojos. Los puntos rojos a través del dorso son muy escasos. La pigmentación morada está presente sólo en los urópodos y en el primer y segundo par de pereiópodos, y en dos pequeñas manchas en la joroba.

Al igual que en los otros dos patrones, las líneas blancas son muy tenues. En ninguno de los individuos muestreados en Panamá hay presencia de pigmentación en el quinto par de pereiópodos.

Para el área del Caribe Mexicano se examinaron 165 fotografías de un total de 27 individuos distintos (juveniles y adultos). Los puntos en los que fueron encontrados los organismos fueron: Isla Contoy, Puerto Morelos, Tulúm, Sian Ka'an, Mahahual y Xcalak. Todas las fotografías son de individuos en su medio natural. A partir de las fotografías emergieron tres patrones distintos, aunque se puede diferenciar uno más común y dos menos abundantes. El patrón predominante (patrón principal) fue más común en el sur del Caribe mexicano (Mahahual y Xcalak) (Fig. 11). En éste se ve el dorso pigmentado casi en su totalidad. Las líneas blancas (muy marcadas) quedan cubiertas en algunos sitios por tonalidades moradas, y desde la joroba hasta los urópodos se ve una serie de puntos morados con distribución simétrica.

Se observan de nuevo dos ocelos en cada urópodo, de color morado, bordeados casi en su totalidad por líneas blancas. La pigmentación en el tercer par de maxilípedos y en el primer y segundo par de pereiópodos no es tan intensa como en el resto del cuerpo.

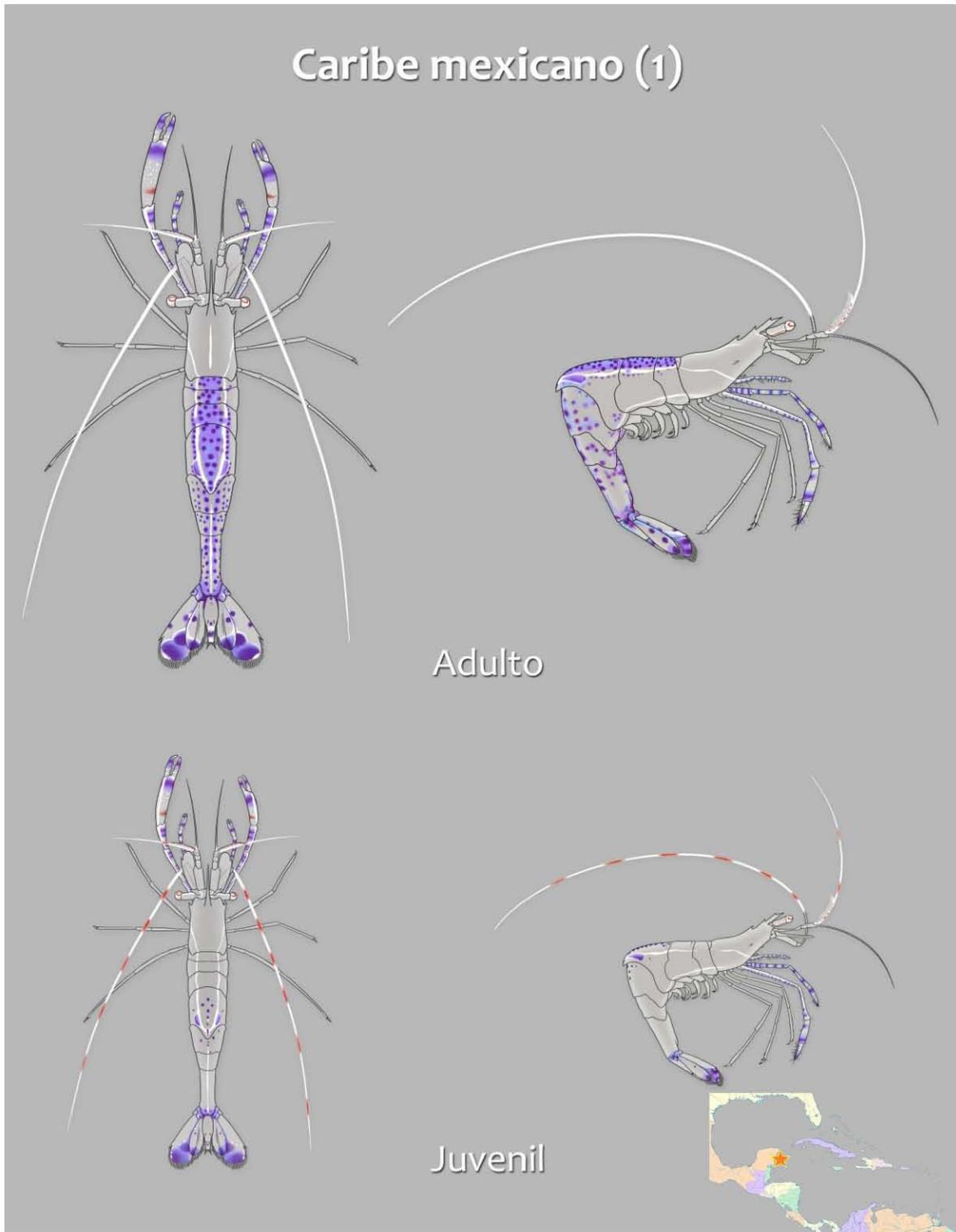


Figura 11: Patrón principal de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización.

El segundo patrón en abundancia (primer patrón alternativo) que emergió de las fotos fue el siguiente (Fig. 12):

## Caribe mexicano (2)

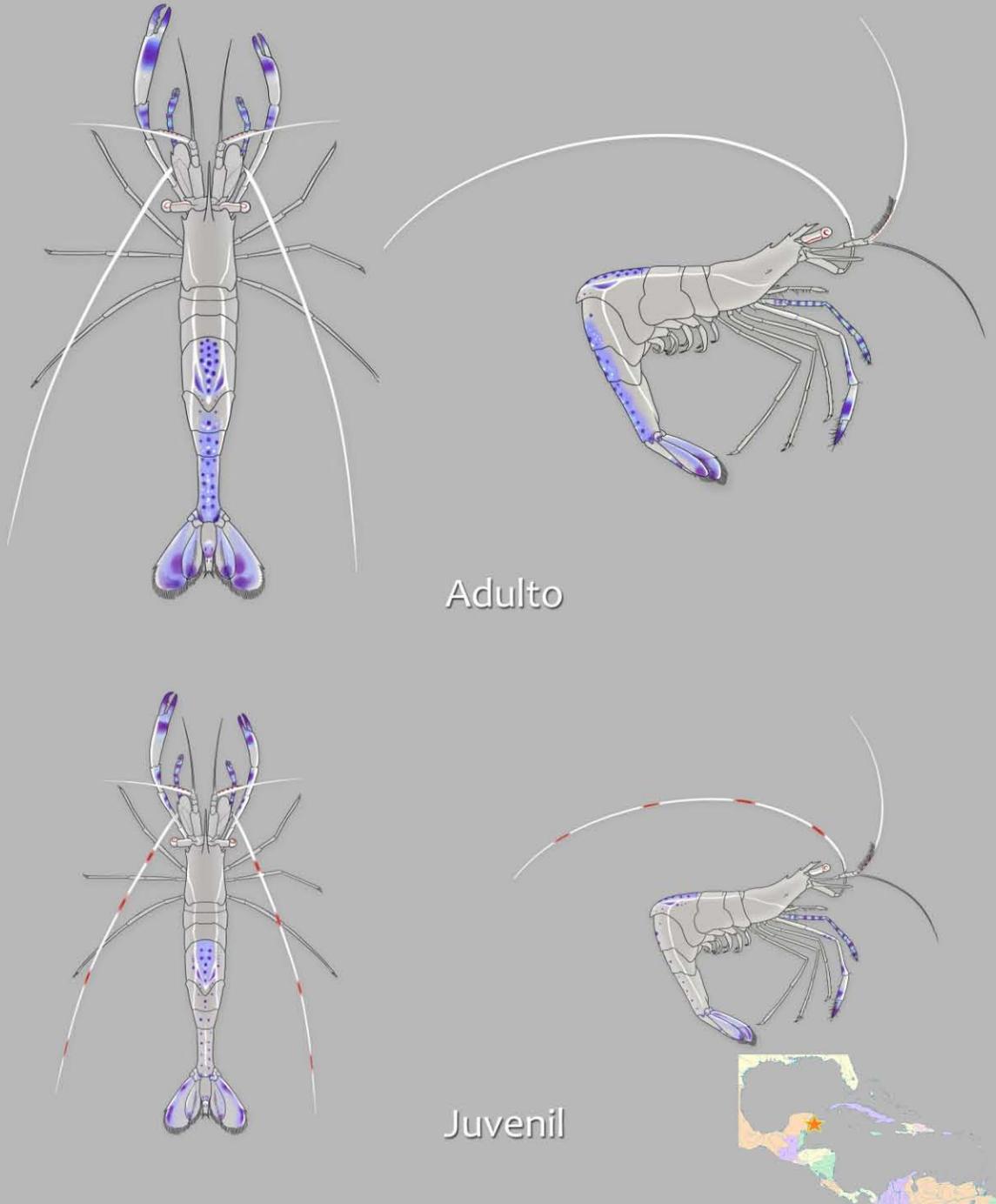


Figura 12: Primer patrón alternativo de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización.

En este patrón se ve una pigmentación menor que en los otros dos patrones del Caribe mexicano, así como diferencia en la tonalidad. A diferencia de los otros dos patrones de Caribe mexicano, predominan los tonos azules en todo el dorso y el primer par de pereiópodos, con tan sólo un poco de tonos morados en los urópodos. Además, las líneas blancas dorsales presentan un diseño distinto al de los otros dos patrones del Caribe mexicano, al igual que los ocelos en los urópodos, que no están bien definidos.

Otra diferencia entre este y los otros dos patrones de Caribe mexicano es la ausencia de pigmentación en el tercer par de maxilípedos, y la baja pigmentación en el segundo par de pereiópodos.

El tercer patrón no es radicalmente distinto del primero, aunque hay algunos pequeños cambios, por ejemplo en la pigmentación de los urópodos, y en el caso de los juveniles, la presencia de pigmentación en el quinto par de pereiópodos, que fue observado en Isla Contoy (el punto más hacia el norte del Caribe Mexicano que fue muestreado) (Fig. 13).

### Caribe mexicano (3)

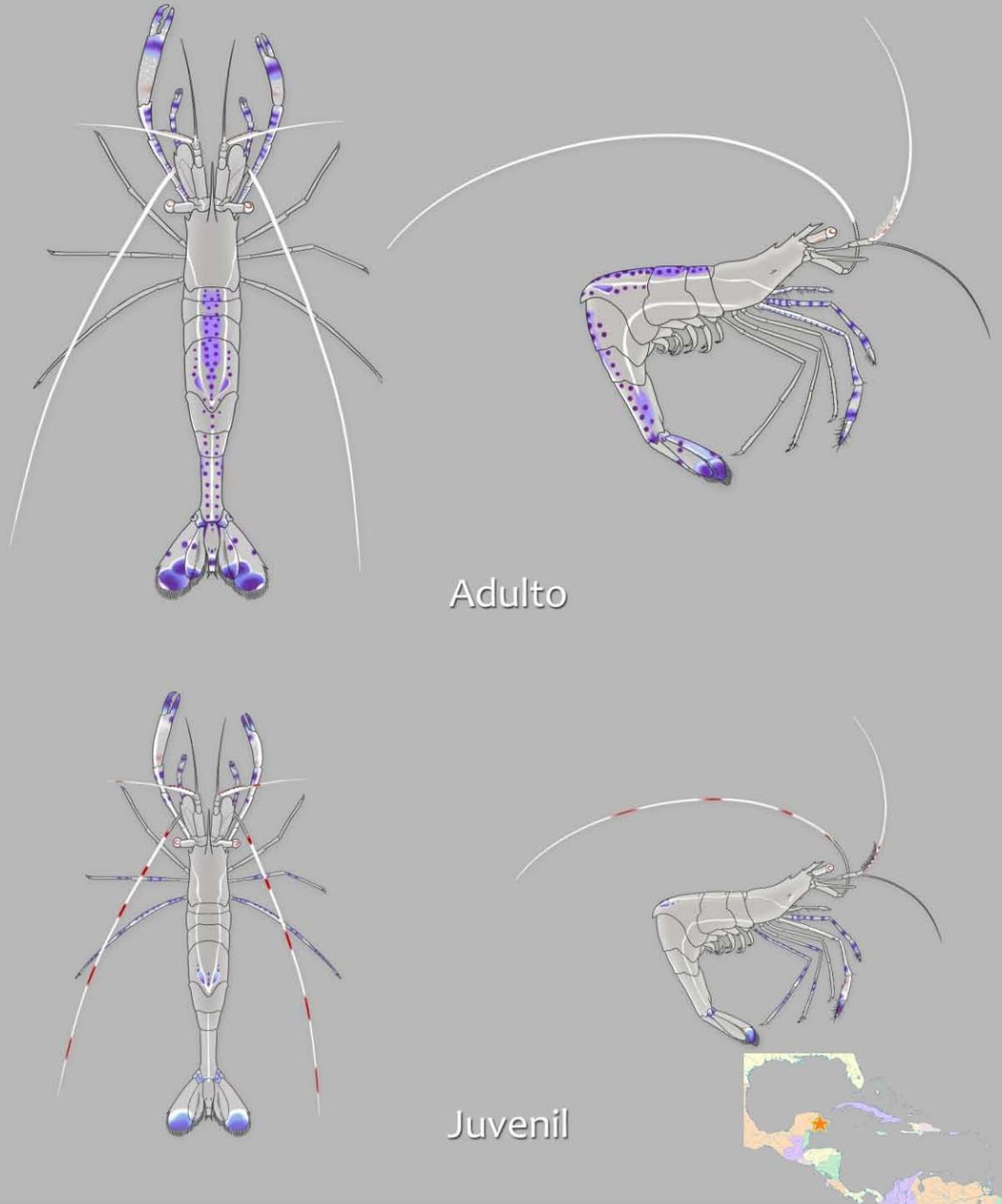


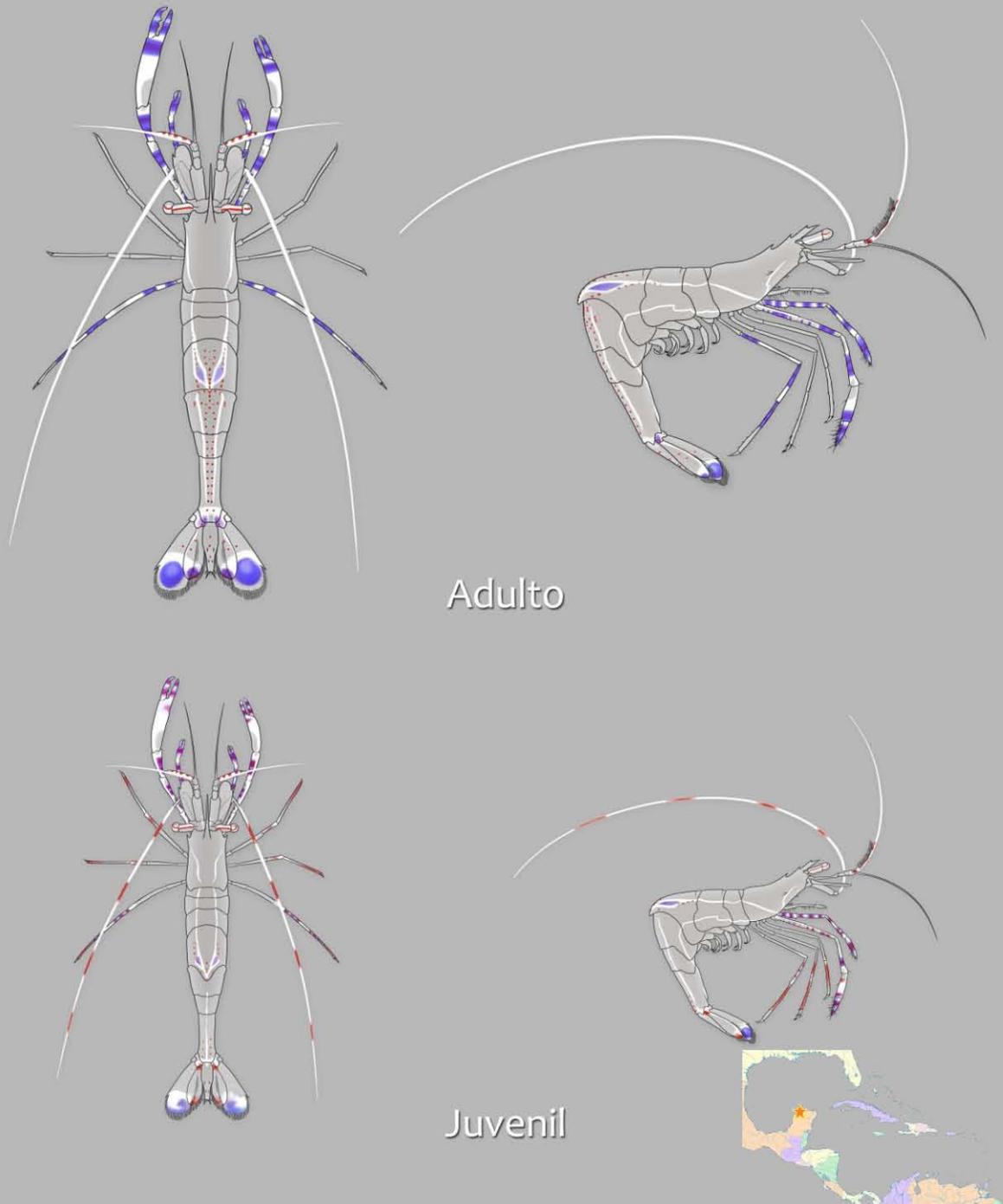
Figura 13: Segundo patrón alternativo de coloración de Caribe mexicano, con mapa de localización.

Para la zona de Banco de Campeche (Arrecifes de Sisal: Madagascar y Bajo de Diez) se analizaron 31 fotografías de un total de 27 individuos distintos. Las fotografías fueron tomadas tanto en campo como en laboratorio. Los individuos recién colectados se anestesiaron para tomar las fotografías. Del total de organismos analizados, se pudieron distinguir dos patrones predominantes.

En el patrón principal (Fig. 14) los pedúnculos de los ojos tienen más pigmentación (de color rojo) que en cualquier otro lugar de muestreo. Los ocelos en los urópodos son completamente circulares, bordeados por anchas franjas blancas. La pigmentación morada es escasa incluso en el primer y segundo par de pereiópodos. Las tonalidades predominantes son rojizas, más que moradas y azules, y se presentan en gran parte del dorso como pequeños puntos rojos, que llegan hasta los urópodos. El tercer par de maxilípedos no presenta pigmentación.

Una característica que no aparece en ningún otro grupo es la de tonalidades rojizas en la parte final de todos los pereiópodos, que se presenta en los juveniles de esta zona.

## Sisal - Banco de Campeche (1)



Adulto

Juvenil

Figura 14: Patrón principal de coloración de Arrecifes de Sisal (B. de C.), con mapa de localización.

El patrón alternativo (menos común que este anterior), fue el siguiente (Fig. 15):

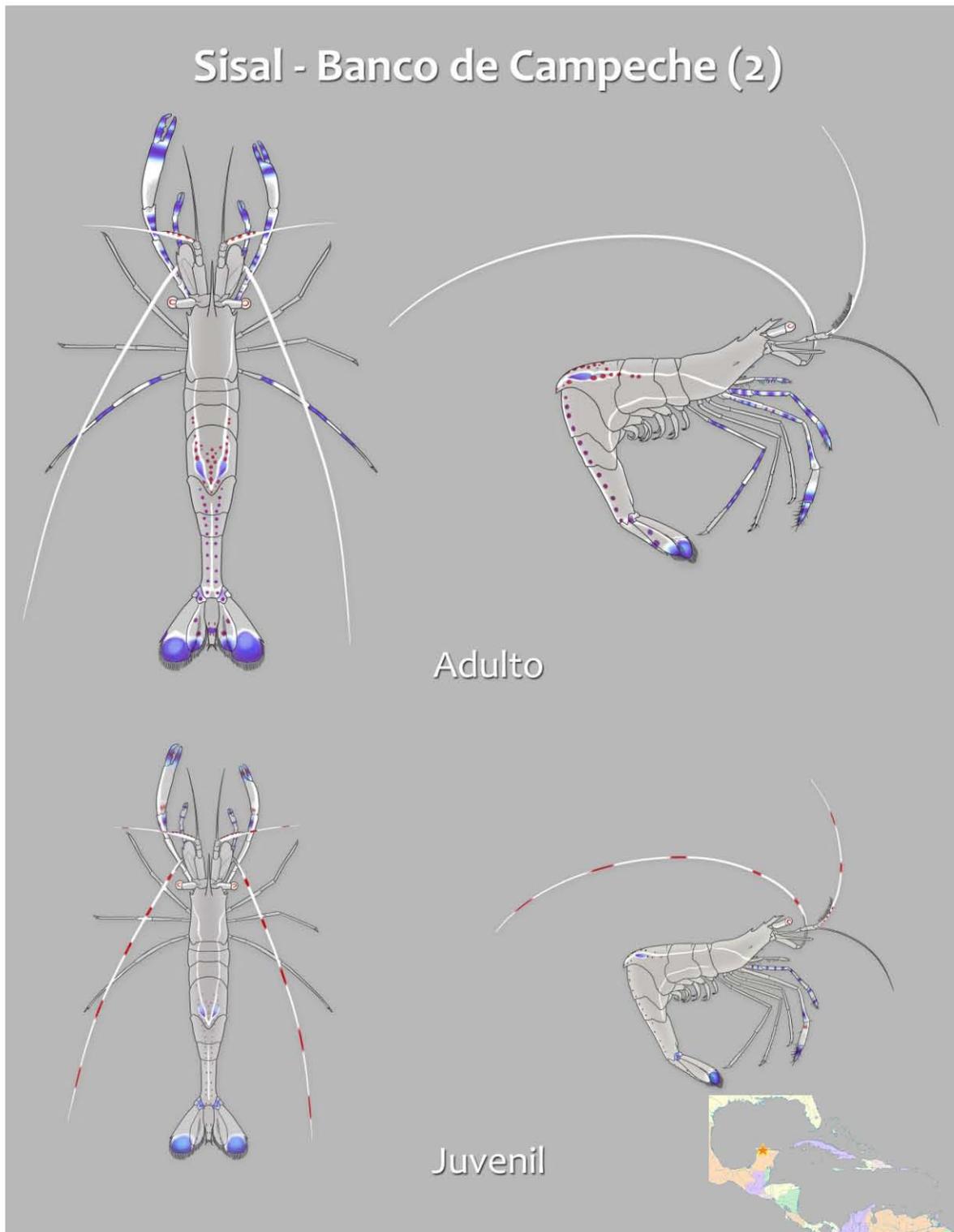


Figura 15: Patrón alternativo de coloración de Arrecifes de Sisal (B. de C.), con mapa de localización.

Ambos patrones, tanto en el principal como en el alternativo, presentan algunas características en común. Por ejemplo, todos los organismos fotografiados presentan un ocelo en cada urópodo, que aunque en algunos no son tan definidos como en otros, se mantiene el patrón de círculos o semicírculos azules bordeados por una franja blanca. De igual manera, todos ellos presentan el quinto par de pereiópodos pigmentados. Todos los organismos marcados en la tabla 4 como tamaño 1 y la mayoría de los marcados como 2 presentan bandas en las antenas. Dichos tamaños (chico y mediano) se consideraron juveniles, y los organismos de tamaño 3 (grande), considerados adultos, no presentan franjas en las antenas. El patrón de pigmentación casi general (excepto un individuo adulto) fue el patrón 1, que representa entre 0% y 33% del dorso pigmentado (tomando en cuenta el área que inicia debajo del cefalotórax y abarca hasta antes de los urópodos). En general, los organismos de los arrecifes de Sisal presentaron muy baja pigmentación, en la que además predominan los tonos rojos, más que morados y azules.

En la última salida a Arrecife Alacranes se recopilaron un total de 142 fotografías, de las que se pudieron reconocer 44 organismos. Aunque es uno de los sitios donde más datos se obtuvieron, la variabilidad entre los organismos fue mínima, y por lo tanto se pudo generar un único patrón general (Fig. 16).

# Alacranes

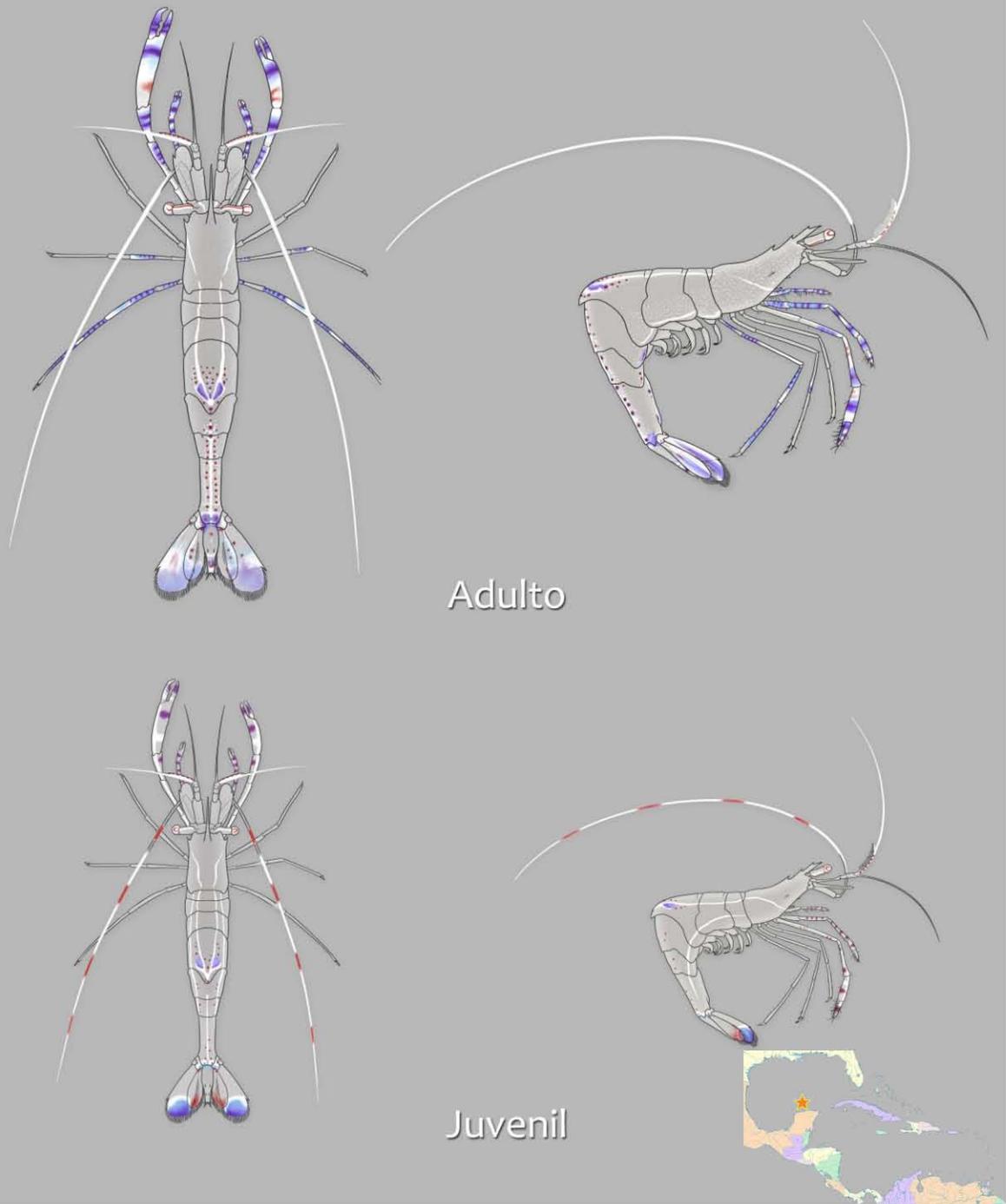


Figura 16: Patrón general de coloración de Arrecife Alacranes, con mapa de localización.

En los organismos de Arrecife Alacranes, sobre todo en los adultos, se pudo observar un ocelo en cada urópodo. Aunque en ocasiones no eran tan claros, siempre se

localizaban como semicírculos en la parte final de los urópodos, bien delimitados por tonalidades blancas. La pigmentación es en general escasa, con predominio de tonos rojizos. Los tonos morados se encontraron casi exclusivamente en los urópodos, en el tercer par de maxilípedos y en el primer y segundo par de pereiópodos. Otra característica que tiene en común con los organismos de Sisal, Veracruz y *P. anthophilus* (además de presentar un ocelo en cada urópodo), es la pigmentación del quinto par de pereiópodos. Aunque a diferencia de ellos, también presenta pigmentación en el cuarto par de pereiópodos (es el único grupo de organismos que presenta esta característica).

Del reciente descubrimiento de *P. pedersoni* en los arrecifes veracruzanos se obtuvieron 53 fotos de un mismo organismo, a partir de las cuales se generó el patrón general (Fig. 17). Gracias a que las fotografías fueron tomadas en distintos ángulos, se pudieron documentar todas las características de pigmentación.

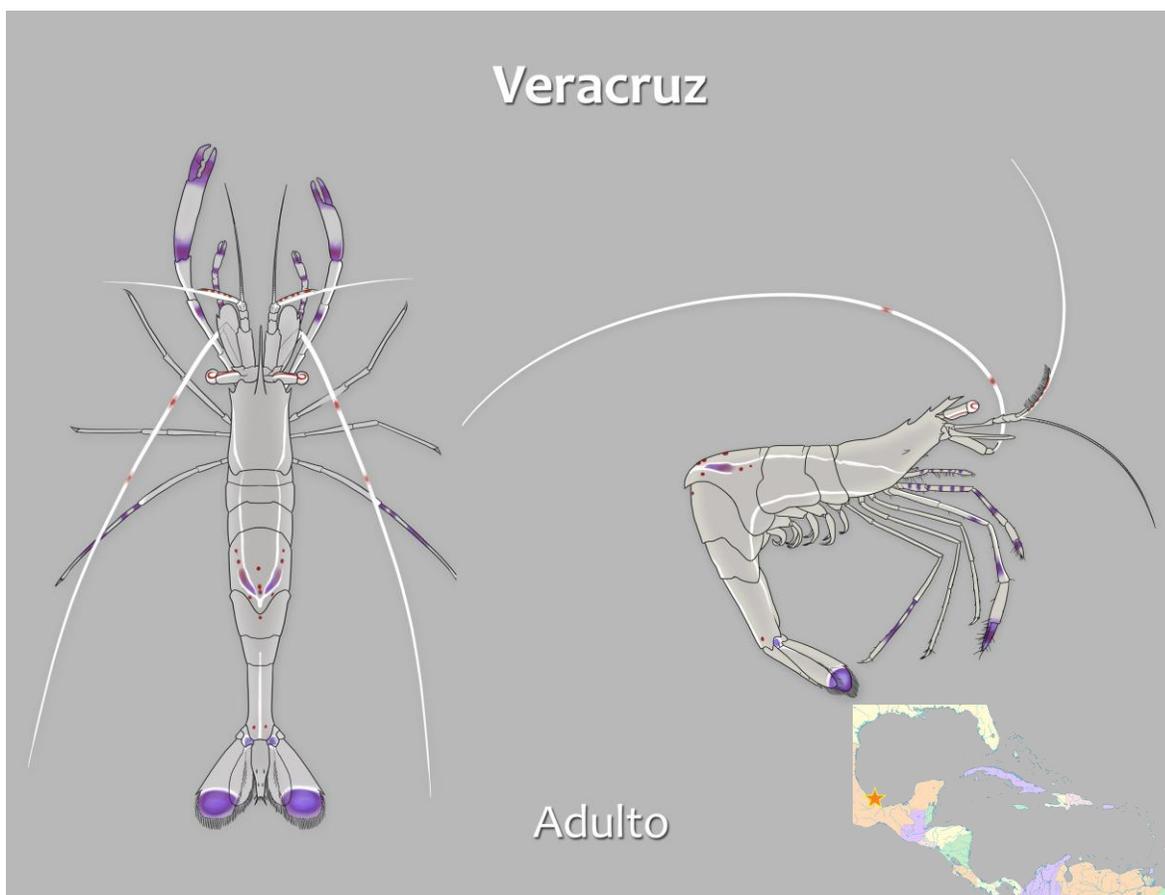


Figura 17: Patrón general de coloración de Arrecifes de Veracruz, con mapa de localización.

Este organismo presentó muy escasa pigmentación en todo el cuerpo. En el dorso hay unos cuantos puntos rojos y un par de manchas azules rojizas, sin encontrarse presente pigmentación morada. El tercer par de maxilípedos y el primer y segundo par de pereiópodos tienen pocas franjas moradas, y carecen de franjas rojas y blancas.

Los ocelos en los urópodos son muy definidos, bordeados por líneas blancas, y se asemejan mucho a los de los organismos de arrecifes de Sisal. Las antenas, más que presentar un patrón de bandas, son punteadas.

El dibujo generado para *P. anthophilus* fue el siguiente (Fig. 18):

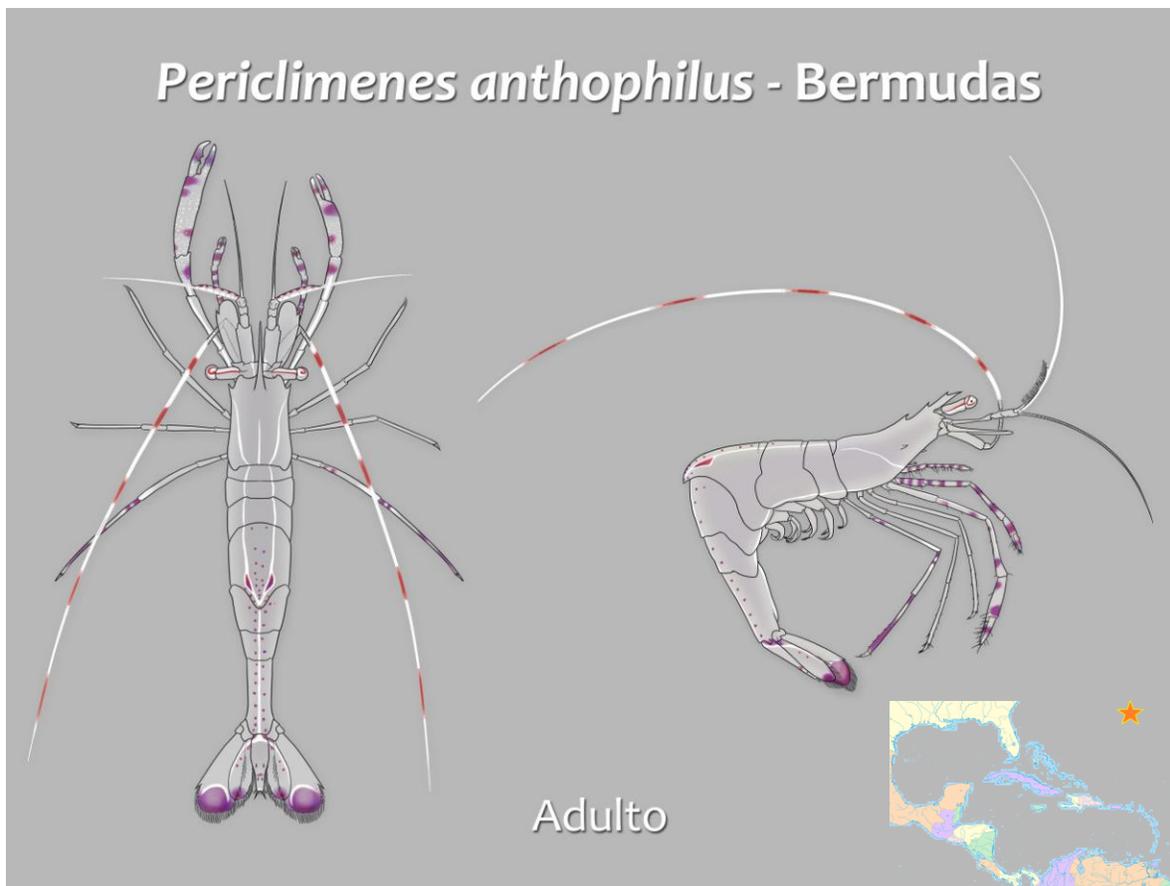


Figura 18: Patrón general de coloración de *P. anthophilus* (Bermudas), con mapa de localización.

De la fotografía en que fue obtenida la coloración de *P. anthophilus* resulta imposible saber si se trata de un organismo adulto o juvenil. Los tonos que presenta son morados a rojizos, con puntos rojos desde la joroba hasta los urópodos. Presenta algunas

similitudes con los individuos de *P. pedersoni* provenientes de Sisal, Alacranes y Veracruz: escasa pigmentación, ocelos bien definidos y delimitados por líneas blancas, y quinto par de pereiópodos pigmentado.

De acuerdo con el siguiente diagrama de árbol (Fig. 19) basado en los datos de la tabla B (Ver Anexos – Tablas), es posible postular la existencia de cuatro grupos, señalados con los cuadros rojos en la parte inferior de dicha Figura.

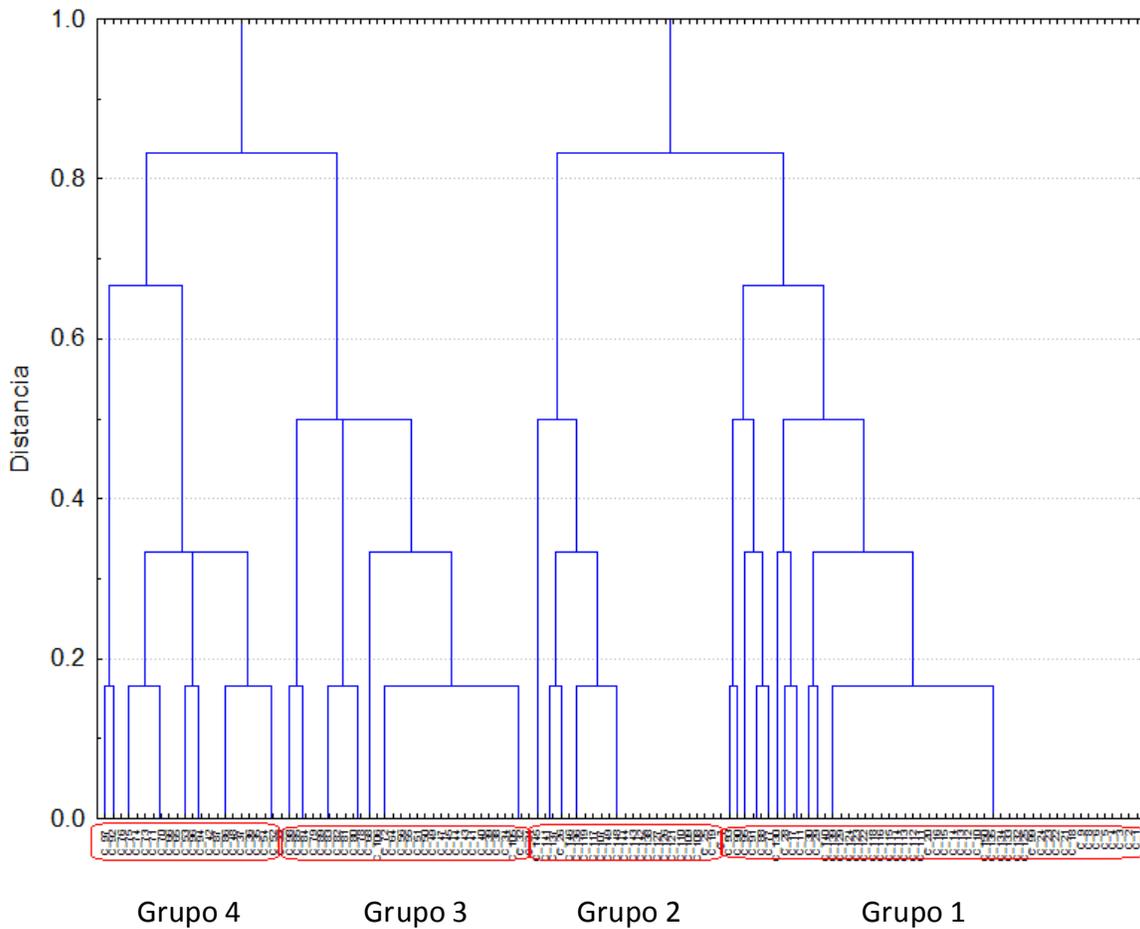


Figura 19: Diagrama de árbol que agrupa a todos los organismos fotografiados por afinidad de caracteres.

Con el fin de analizar si los grupos que se obtuvieron se asocian con las zonas geográficas, se procedió a obtener la frecuencia de elementos de cada grupo presentes en cada zona. Se identificaron cinco zonas geográficas que predominan en la base de datos: Sisal-Banco de Campeche (26 registros), Caribe Mexicano (26 registros), Martinica y Guadalupe (7 registros), Panamá (26 registros) y Arrecife Alacranes (40 registros). En la

siguiente tabla (Tabla 3) se presentan los conteos de cómo se distribuyeron dichos registros con respecto a los cuatro grupos que se postulan.

Tabla 3: Tabla de distribución de registros respecto a los grupos postulados.

| Grupo | Martinica y G. | Panamá | Caribe Mexicano | Sisal – B. de C. | Alacranes |
|-------|----------------|--------|-----------------|------------------|-----------|
| 1     | 0              | 6      | 3               | 22               | 20        |
| 2     | 0              | 0      | 0               | 4                | 20        |
| 3     | 3              | 10     | 14              | 0                | 0         |
| 4     | 4              | 10     | 9               | 0                | 0         |
| Total | 7              | 26     | 26              | 26               | 40        |

De esta tabla se observan los siguientes resultados: los 7 ejemplares registrados en Martinica y Guadalupe se encuentran repartidos en los Grupos 3 y 4, es decir, en grupos cercanos.

Con respecto a la zona de Panamá, de los 26 ejemplares pertenecientes a esta zona, 10 se encontraron en el Grupo 3 y 10 en el Grupo 4. Solamente se encontraron 6 en el Grupo 1, por lo que se tiene que la gran mayoría de los ejemplares de esta zona se ubican en grupos contiguos.

De los 26 ejemplares correspondientes al Caribe Mexicano, 14 se ubicaron en el Grupo 3, mientras que 9 se ubicaron en el Grupo 4. Solamente se encontraron 3 ejemplares en el Grupo 1. Así, los ejemplares de esta Zona se encuentran mayormente en los Grupos 3 y 4, con una ligera mayoría en la Zona 3. Los dos grupos en los que se encontraron casi todos los ejemplares de esta zona son cercanos.

De los 26 ejemplares correspondientes a arrecifes de Sisal-Banco de Campeche, se encontraron 22 en el Grupo 1. Los otros 4 se encontraron en el Grupo 2. Así, los ejemplares de esta Zona se encuentran en su mayoría en el Grupo 1. Más aún, la totalidad de estos ejemplares se encuentran en los Grupos 1 y 2, que son grupos cercanos.

Finalmente, los 40 ejemplares registrados en la Zona de Arrecife Alacranes se encontraron en los Grupos 1 y 2, con la mitad de los ejemplares en cada uno de los grupos.

De los resultados anteriores se observa que los Grupos 1 y 2 contienen en su mayoría a ejemplares provenientes del Banco de Campeche y de Arrecife Alacranes, en tanto que los Grupos 3 y 4 contienen, en su mayoría, ejemplares provenientes del Caribe Mexicano, Martinica y Guadalupe, y Panamá.

Así, del análisis de conglomerados puede concluirse que existe asociación entre las mediciones de los ejemplares considerados en el presente estudio y las zonas geográficas en las que se encontraron.

## **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

Aún cuando se llegó a documentar variabilidad dentro de las poblaciones, hay ciertas características que claramente difieren de una localidad a otra, que sustentan la diferencia de patrones de pigmentación dependiendo de la zona geográfica. Una de las características principales que es claramente dependiente de la zona geográfica es la pigmentación en el quinto par de pereiópodos. Del total de las fotografías analizadas, esta característica estuvo ausente a través de todo el Caribe, y sólo se encontró en algunos organismos de Isla Contoy, que fue el punto más al norte del Caribe Mexicano que se muestreó. De ahí hacia el oeste, en los arrecifes de Sisal, en el Banco de Campeche y Arrecife Alacranes, fue una característica que estuvo presente en todos los organismos fotografiados.

Aunque se cuenta con fotografías de un sólo organismo de los arrecifes de Veracruz, éste presenta también pigmentación en el quinto par de pereiópodos, lo que nos lleva a concluir que es una característica presente únicamente en organismos de la parte norte del Caribe mexicano y el Golfo de México. Además, esta es una característica presente en *P. anthophilus* (al igual que los ocelos en los urópodos similares a los del organismo de Veracruz). De considerarse a *P. pedersoni* y a *P. anthophilus* como la misma especie, *P. anthophilus* podría tomarse como el extremo norte de su distribución.

De igual manera, los ocelos claramente visibles en los urópodos son una característica presente en todos los organismos de los arrecifes de Sisal, Arrecife

Alacranes (en donde aunque no se encuentren tan definidos los ocelos, se encuentran claramente delimitados por líneas blancas), y el organismo de arrecifes de Veracruz, así como en *P. anthophilus*. En estas localidades, se presenta un ocelo definido en cada urópodo. En la gran mayoría de los organismos del Caribe, las manchas en los urópodos son irregulares, y en muchos casos ni siquiera emerge una forma circular, sino líneas difuminadas. De estar presentes, se encuentran dos ocelos por urópodo.

Hay dos factores principales que pueden estar interactuando para reducir la conectividad entre poblaciones de *P. pedersoni* a través de todo su rango de distribución geográfica:

El primer factor es que resulta difícil definir un patrón de circulación medio para el Caribe, tanto a nivel geográfico como a nivel estacional, debido a su naturaleza altamente variable. Hay giros permanentes y giros de formación eventual a través de todo el Caribe (Centurioni y Niiler, 2003). El primer punto de entrada de agua en la parte este del Caribe (por las Antillas Menores) se describió como un conjunto de corrientes que se desplazan hacia el oeste, separadas entre sí por contraflujos que se desplazan en sentido contrario (Roemmich, 1981). En levantamientos del fondo oceánico cercanos a las islas y al continente ocurren distintos cambios en las corrientes superficiales, tales como deflexiones, remolinos de diámetro pequeño (de 20 a 100 km), meandros de gran amplitud (en ocasiones mayores a 150 km), y remolinos de gran diámetro (mayores aún a 200 km) (Molinari *et al.*, 1981). Se encontró que el tamaño de los meandros y remolinos es determinado por el ancho de la corriente de origen, lo cual explica que en la zona sureste del Caribe los pasos estrechos entre las Antillas Menores generen remolinos pequeños, mientras que en el noroeste, en pasos como el que se da entre Cuba y Haití, no se limita tanto la corriente, por lo que se forman remolinos de mayor tamaño (Kinder, 1983).

Un estudio relativo a las variaciones en las corrientes del Caribe demostró la importancia de las llamadas “olas de remolino”, que ocurren cuando anillos anticiclónicos provenientes de la corriente de Brasil colisionan con las corrientes que se generan en los pasos de las Antillas Menores. Los fragmentos de los anillos siguen su curso hacia el oeste,

resultando en remolinos y meandros con diámetros de 100 a 500 km, que siguen el eje de la Corriente del Caribe (Johns *et al.*, 1990). Se encontró que estos remolinos anticiclónicos crecen mientras se desplazan hacia el oeste, lo que sugiere que la Corriente del Caribe es inestable por si misma (Carton y Chao, 1999).

Respecto a las corrientes circulares, en el área de Panamá conocida como Golfo de Mosquitos, se encontró una circulación ciclónica. Este remolino se forma con mucha frecuencia, aunque no es un giro permanente (Kinder, 1983). Al igual que el anterior, hay un giro que aparece persistentemente, aunque con variaciones de intensidad estacionales, en el suroeste de la Cuenca Colombiana, cuyo origen se atribuye a remolinos que se forman más hacia el este, y que interactúan con la Corriente del Caribe antes de llegar a dicha cuenca (Nyusten y Andrade, 1993). El Giro Panamá-Colombia, descrito por Mooers y Maul (1998), que se forma a partir de un intenso giro ciclónico flanqueado por circulaciones ciclónicas y anticiclónicas más débiles, y que advectan a los remolinos de la región (Andrade y Barton, 2000).

En el siguiente mapa de velocidades superficiales de corrientes del Caribe se ejemplifican gráficamente las corrientes, contracorrientes, giros y remolinos (Figura 20).

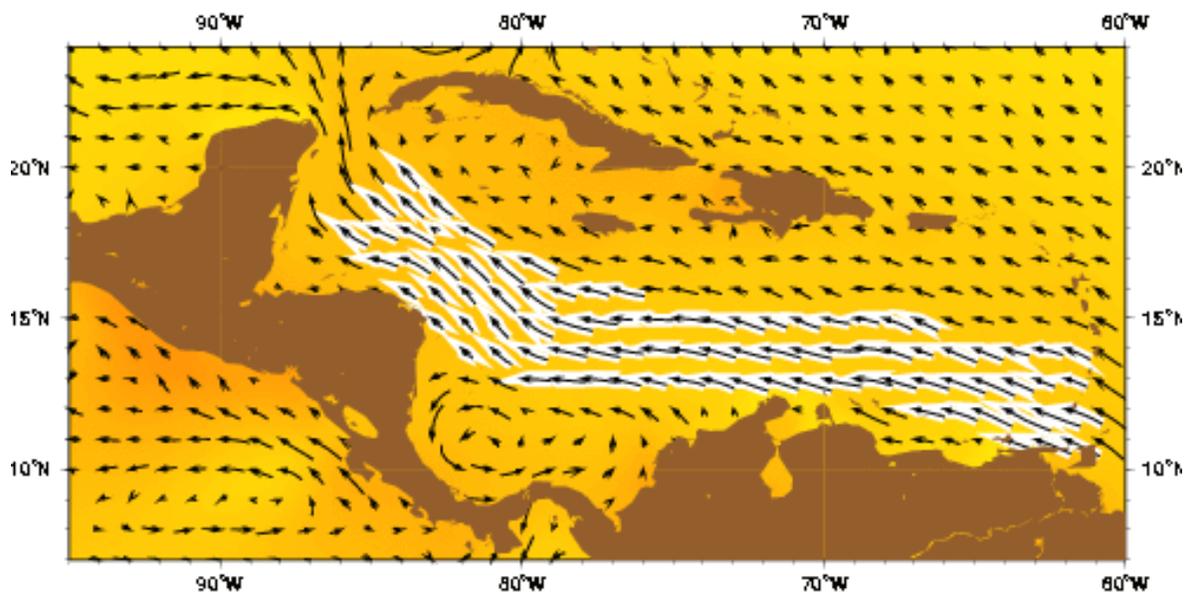


Figura 20: Corrientes del Caribe representadas por el análisis de la velocidad superficial. Se muestran algunos de los giros y contracorrientes presentes a lo largo del Caribe (Foto: <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/caribbean/caribbean.html>).

Un grupo de organismos que presentó las mayores diferencias de pigmentación respecto a las demás zonas geográficas, y además mayor variación dentro de la población, fue el fotografiado en Bocas del Toro, Panamá. Para empezar, es el único lugar donde se registró un organismo adulto, de hecho en estado ovígero, que presentaba bandas en las antenas. Además se pudieron elaborar tres patrones de pigmentación bastante distintos entre sí. Hubo organismos cuya pigmentación fue predominantemente roja, mientras que otros presentaban en su mayoría pigmentación azul. Aunque un punto en común fue que no presentaron ocelos en los urópodos bien definidos, los patrones son diferentes entre sí. Una explicación posible para las diferencias observadas dentro de esta población, así como en comparación con la demás poblaciones estudiadas, es la influencia del giro Panamá-Colombia (Mooers y Maul, 1998; Andrade y Barton, 2000). Por un lado este giro podría estar atrapando las larvas provenientes de la corriente del Caribe que se mueve en dirección este-oeste (ligeramente sureste-noroeste), lo que podría provocar gran variabilidad dentro de la misma población. Al mismo tiempo puede estar induciendo las diferencias de pigmentación de ciertos organismos respecto a otras poblaciones (cambios inducidos por el ambiente, sobre todo en poblaciones que lleven más tiempo establecidas en la zona), ya que dichos fenotipos pueden no estar abandonando la población si el mismo giro estuviera reteniendo las larvas producidas localmente.

En cuanto a la conectividad del Caribe con el Golfo de México, el paso se da a través del Canal de Yucatán (de 196 kilómetros de ancho y hasta 2 kilómetros de profundidad). La corriente de Yucatán es altamente variable, y produce remolinos a lo largo de la costa de Yucatán derivados del paso entre la punta noreste de la península de Yucatán y Cuba. Dicha corriente condiciona de manera muy importante el patrón de flujos someros en la plataforma, proporcionando direcciones de dispersión que son más fuertes cuando la corriente entra más pegada al talud, que cuando entra en medio del canal (Enriquez *et al.*, 2010).

La pigmentación en el quinto par de pereiópodos estaba presente sólo en algunos organismos (considerados como juveniles, por su tamaño) de Isla Contoy. A diferencia de las bandas en las antenas, no se observó que esta característica se perdiera durante el

desarrollo ontogénico, ya que en las zonas geográficas en que se encontró dicho carácter, fue tanto en juveniles como en adultos. Además, los ocelos en los urópodos de los organismos que presentaron pigmentación en el quinto par de pereiópodos se asemejan más a los de los organismos de Sisal, Alacranes y Veracruz (incluso a los de *P. anthophilus*). Esto por la presencia de un ocelo por urópodo, a diferencia de los dos ocelos por urópodo comunes en los organismos de todo el Caribe. Se podría generar la hipótesis de que en la zona de Isla Contoy puedan encontrarse dos morfotipos distintos de *P. pedersoni*, uno que comparte más características con el Caribe, y otro que presenta más características similares a los organismos de Golfo de México.

El segundo factor es la velocidad de la corriente, de la cual dependen las larvas para dispersarse. Los remolinos del Caribe, en su mayoría anticiclónicos, se encuentran asociados a la Corriente del Caribe, que se desplaza a una velocidad promedio de 12.9 km por día (Murphy *et al.*, 1999). La retención de plancton por remolinos ha sido ampliamente estudiada (Heywood y Priddle, 1987; Murdoch, 1989; Yiwu *et al.*, 2009). Aún asumiendo que las larvas no sean retenidas por giros, remolinos, meandros o cualquier otro factor físico, la velocidad promedio de la corriente indica que una larva podría ser transportada previo a su asentamiento, es decir, entre 18 y 21 días (Goy, 1990; Nuno Simões, Andrés Altamira, Manuel Amaral, com. pers.), una distancia de entre 232 y 271 km, respectivamente. Hay que tomar en cuenta que los arrecifes del Caribe no son una barrera continua, sino barreras arrecifales aisladas, que en la extensión total del Caribe son pequeños puntos cercanos a la parte continental o insular, y por lo tanto sujetos a los fenómenos físicos de las corrientes antes mencionados.

El punto anterior se sustenta suponiendo dispersión pasiva por parte de las larvas. Sin embargo se ha encontrado que hay larvas planctónicas de diversas especies que pueden influenciar activamente su dispersión, usualmente con el fin de lograr mayor retención local (Roberts, 1997). En un estudio realizado en costas alemanas con el camarón café (*Crangon crangon*), se encontró, por medio de modelaciones, que los juveniles (que en su etapa larvaria son planctónicos y se asientan a distancias hasta de 60 km de la costa) no necesitan invertir energía en nadar desde mar adentro hacia su hábitat,

las planicies costeras. En dicho estudio se concluye que los patrones de migración se explican por medio de fuerzas físicas y conductuales, es decir, selección activa de corrientes de transporte, asumiendo que los juveniles: reaccionan a señales de mareas (ya sea cambios en la temperatura o salinidad), mantienen su orientación en la corriente, y mantienen un ángulo óptimo respecto a la corriente (Daewel *et al.*, 2011).

La notablemente baja variabilidad que se observó en organismos de Arrecife Alacranes puede deberse a su aislamiento geográfico, ya que la costa más cercana es la de Yucatán, a 130 kilómetros de distancia, lo que puede limitar el aporte de otras zonas de material genético. En el trabajo realizado por Cowen *et al.* (2000), se sugiere que el transporte de larvas por corrientes superficiales entre arrecifes separados por 100 kilómetros puede no ser tan exitoso como se pensaba, ya que las turbulencias horizontales les implican un tiempo mayor en la columna de agua, y por lo tanto, aumenta la mortandad de larvas en aguas abiertas. Los resultados en dicho trabajo muestran que cuando se usan modelos simples de advección para explicar la dispersión, las tasas de intercambio de larvas pueden estar sobreestimadas, ya que dichos modelos simplistas no toman en cuenta el decrecimiento hasta en nueve órdenes de magnitud de la concentración larvaria resultante de la difusión y la mortalidad. Aún en corrientes claramente unidireccionales, como las del Caribe, la eficiencia de la conectividad de las larvas en el sentido de la corriente es altamente dependiente de las dinámicas de giros y de la advección lateral (Cowen *et al.*, 2000).

En lo referente a pigmentación en distintas etapas ontogénicas, queda claro que la cobertura de pigmentación aumenta conforme los organismos juveniles se convierten a adultos. En cada sitio que fueron muestreados, los individuos de menor tamaño presentaban menor cantidad de pigmentación que los de mayor tamaño. Se puede suponer que los juveniles tienen menor acceso a alimento rico en pigmentos, ya que pueden no necesitarlo hasta entrar en edad reproductiva, si es que la pigmentación juega algún rol en la selección sexual. Otra explicación puede ser que para los juveniles tener menos pigmentación (ser más transparentes) podría representar un mejor mecanismo de defensa contra depredadores.

Una explicación para las diferencias en cobertura y tonalidades de pigmentación entre los tres patrones generados para el Caribe mexicano puede ser, más que variabilidad dentro de la población, la etapa de desarrollo ontogénico, ya que para los organismos del Caribe mexicano fue difícil hacer la distinción entre juveniles y adultos. En promedio los adultos presentaron mayor tamaño respecto a zonas como arrecifes de Sisal y Arrecife Alacranes, además de que los organismos, desde el tamaño 1 (chico), presentaban mayor cantidad de pigmentación que en otras zonas. Por lo tanto, la división un tanto arbitraria entre juveniles (tamaño 1 y 2) y adultos (tamaño 3) pudo haber causado que se incluyeran individuos de la primera categoría en la segunda, dando como resultado un patrón con menor pigmentación (patrón 2). Sin embargo, los patrones 1 y 3, salvo pequeñas diferencias, son en general muy similares entre sí en cuanto a tonalidades y distribución del color.

En conclusión, las corrientes tan variables del Caribe hacen que la llegada de larvas a los arrecifes puntuales sea un proceso estocástico, y no un aporte constante de material genético. De este trabajo se desprende la necesidad de realizar estudios más especializados para determinar si las diferencias observadas entre poblaciones en pigmentación (cobertura y tonalidades) se deben a cambios adaptativos rápidos (fisiológicos), cambios adaptativos estacionales (morfológicos), o cambios genéticos.

## CAPÍTULO 2 – COMPARACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DIURNO CONTRA NOCTURNO

### INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

#### ASOCIACIONES

La contribución que pueden hacer los camarones a sus anémonas hospederas ha sido demostrada, desde la protección de depredadores como en el caso de la remoción de poliquetos depredadores de *Bartholomea annulata* por parte de *Alpheus armatus* (Smith, 1977), hasta la retribución de nitrógeno en las excreciones del camarón en forma de amonio, que pueden incrementar la cantidad de zooxantelas (Spotte, 1996).

Al igual que lo que sucede en la ampliamente estudiada relación entre los distintos tipos de pez payaso y sus anémonas simbiotes, varios autores coinciden en sugerir que lo que ganan los camarones de su simbiosis con las anémonas es protección de depredadores (Fautin, 1991; Elliot *et al.*, 1994; Elliot y Mariscal, 1996; Elliot y Mariscal, 2001).

Todos los hospederos reportados para *P. pedersoni* (excepto el molusco bivalvo *Lima scabra*, del cual hay un único reporte anecdótico de un organismo: Spotte, 1995), pertenecen al phylum Cnidaria. Estos organismos tienen la característica de presentar células urticantes llamadas cnidocistos o cnidoblastos, presentes en los tentáculos de todos los miembros del phylum, y que son inyectadas cuando se roza el cnidocilio del cnidocisto (Dunn, 1981).

La protección que puede ofrecer una anémona (o cualquier otro miembro del phylum) a un camarón puede depender de la cantidad y tipo de nematocistos, que es variable entre especies, y aún presenta variaciones dentro de la misma anémona, habiendo una repartición distinta en cuanto densidad y tamaño en distintas partes de los tentáculos (Ardelean y Fautin, 2004).

Además de la protección que puede ofrecer una anémona, en el caso particular de *P. pedersoni* se tiene además que su hospedero principal, *B. annulata*, alberga en la mayoría de los casos registrados a *A. armatus*. Este último se encuentra invariablemente asociado a *B. annulata*, por lo que se considera una relación obligada (Knowlton y Keller, 1983). En este sistema de protección mutua, *B. annulata* cuenta con baterías de nematocistos urticantes, y *A. armatus* defiende a la anémona de depredadores (o de cualquier intruso que se acerque a ella) como se mencionaba anteriormente, además de mantener limpio de sedimentos el hueco en que habitan ambos para que pueda retraerse completamente a su interior la anémona.

Ya que *P. pedersoni* mantiene asociaciones no obligadas con varios organismos (cnidarios), podría suponerse que dichas asociaciones son relativamente recientes en escala evolutiva, en contraposición con asociaciones obligadas (como la presentes en Alpheidae). Se puede suponer que *P. pedersoni* se encuentra principalmente asociado a *B. annulata* debido a los beneficios que le brinda la protección de dicha anémona, o el sistema de protección *B. annulata*-*A. armatus*.

## **COMPORTAMIENTO LIMPIADOR**

El camarón limpiador *P. pedersoni* despliega una conducta que lo lleva a acercarse al pez cliente y remover tejido muerto, parásitos y posiblemente otras sustancias (Limbaugh *et al.*, 1961), y lo aleja de la protección de su anémona (o el sistema de protección *B. annulata* – *A. armatus*).

La suposición de que el proceso de limpieza de peces por parte de los camarones es iniciado por estímulos visuales se sustenta tanto en su coloración como en su comportamiento. En su gran mayoría, los camarones no limpiadores presentan coloraciones crípticas, con las que pueden pasar desapercibidos en el sustrato que se encuentren, ya sea fondos rocosos o arenosos, algas marinas, corales, equinodermos, etc. Los camarones limpiadores presentan patrones de coloración conspicuos, es decir, coloraciones semánticas, con las que transmiten la información de su servicio. Hay varias

especies de camarones que presentan comportamientos limpiadores, además de la aquí estudiada, por ejemplo: *Periclimenes anthophilus*, *P. yucatanicus*, *P. holthuisi*, *Lysmata grabhami*, *L. amboinensis*, *L. debelius*, *L. wurdemmani*, *L. californica*, *Brachycarpus biunguiculatus*, *Leandrites cyrtorhynchus*, *Parapandulus longicauda*, *Stenopus hispidus*, *S. scutellatus*, *S. pyrrsonotus* y *Urocaridella antonbruunii*, entre otros (Limbaugh et al., 1961; Jonasson, 1987; Becker y Grutter, 2004; Calado, 2008). Comúnmente se menciona a los camarones limpiadores de aguas tropicales, pero también se ha reportado comportamiento limpiador en camarones de aguas templadas de las especies *Palaemon adspersus* y *P. elegans*, en trabajos hechos en campo en Suecia (Östlund-Nilsson et al., 2005).

En todas las especies de camarones limpiadores hay coincidencias respecto a los patrones de coloración. En su gran mayoría, presentan contrastes entre dos o más colores, comúnmente alternancia entre franjas rojas y blancas (*Lysmata grabhami*, *L. amboinensis*, *L. wurdemmani*, *L. californica*, *L. debelius*, *Leandrites cyrtorhynchus*, *Parapandulus longicauda*, *Stenopus hispidus*, *S. scutellatus*, entre otros) (Figura 21).

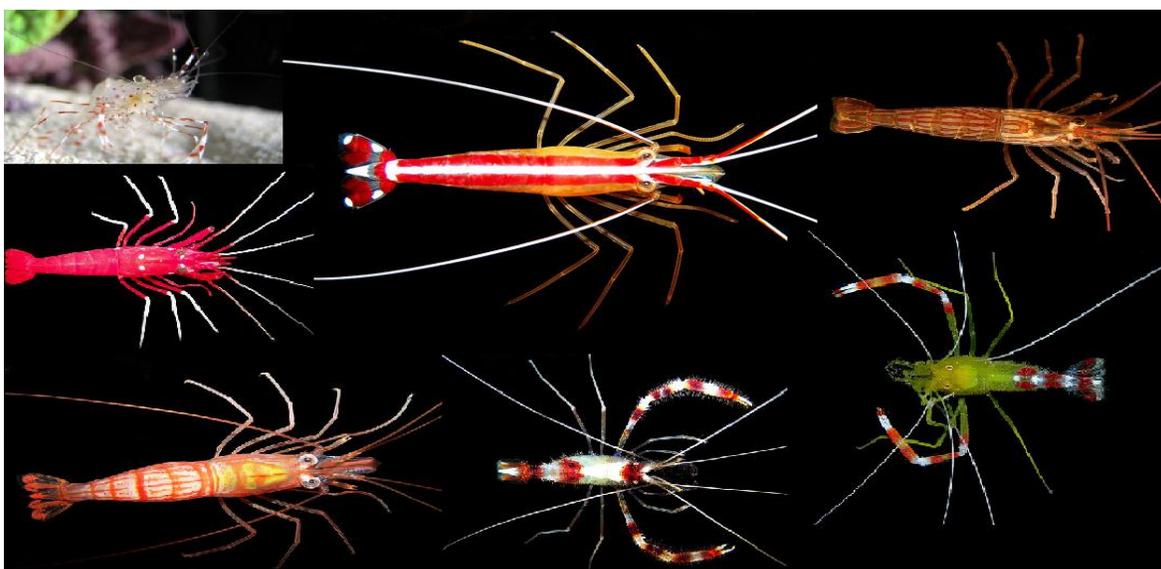


Figura 21: Alternancia entre franjas rojas y blancas que presentan varios camarones limpiadores (De izquierda a derecha y arriba abajo: *Leandrites cyrtorhynchus*, *Lysmata amboinensis*, *L. californica*, *L. debelius*, *L. wurdemmani*, *Stenopus hispidus*, *S. scutellatus*) (Fotos: Arthur Anker)

El color rojo es el primero en perderse conforme la luz penetra la columna de agua (Bromelle, 1964), por lo tanto la única parte que podría ser visible de estos camarones es la que comprende las franjas blancas. Aún más importante es la presencia de largas antenas blancas que crean grandes contrastes contra el sustrato en el que se encuentra el camarón (principalmente anémona hospedera). Algunos camarones presentan líneas blancas o muy claras a lo largo del cuerpo, que tienen continuidad con las antenas blancas (*P. pedersoni*, *Lysmata grabhami*, *L. amboinensis*, *Parapandulus longicauda*, entre otros) que es posible que den el efecto visual de largas franjas realizando una llamativa danza para atraer a los peces (Figura 22).

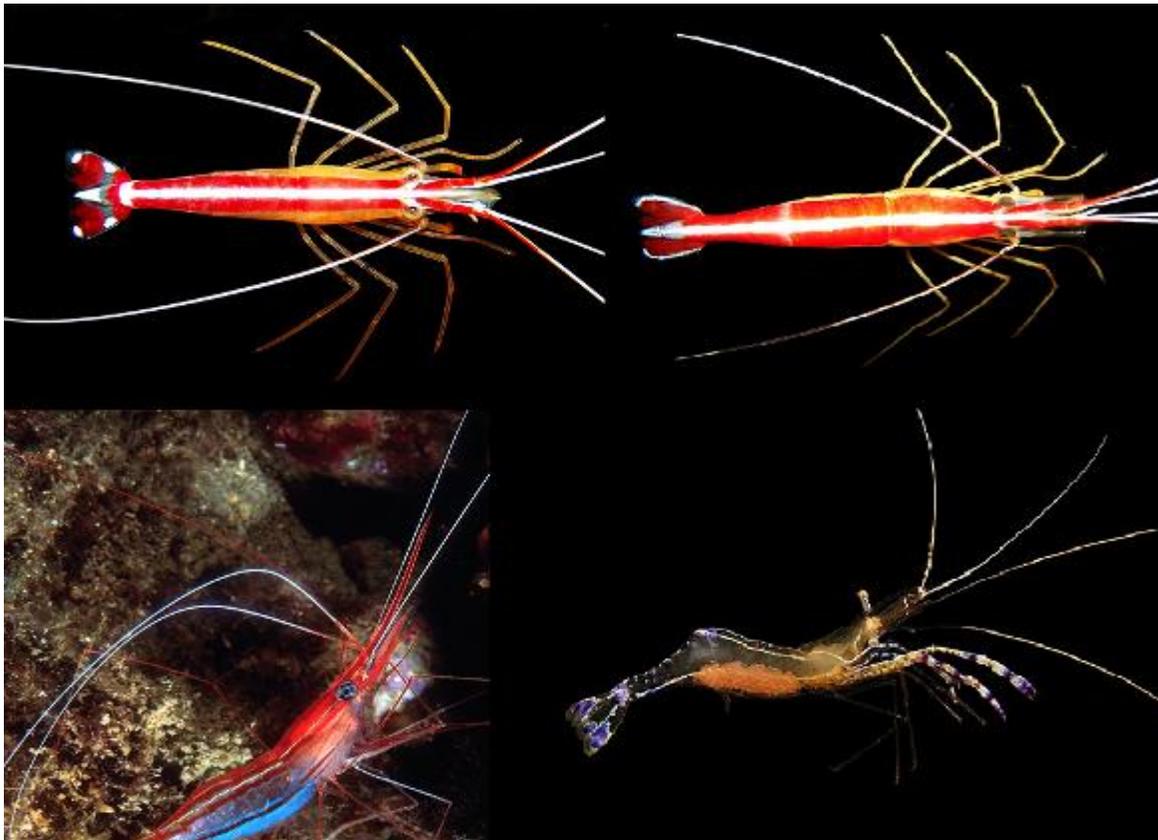


Figura 22: Líneas blancas en el cuerpo de varios camarones limpiadores, que continúan en las antenas (De izquierda a derecha y arriba abajo: *Lysmata amboinensis*, *L. grabhami*, *Parapandulus longicauda*, *Periclimenes pedersoni*) (Fotos: Arthur Anker)

La presencia de las franjas en peces limpiadores ha sido mencionada como la principal señal de estímulo visual hacia sus clientes (Stummer *et al.*, 2004). Los peces

reportados como limpiadores coinciden en presentar patrones de franjas, normalmente una de ellas blanca. En el Indo-Pacífico se reporta el género *Labroides*, en el Caribe a varios integrantes del género *Elacatinus*, así como varios otros lábridos en diversas partes del mundo (Figura 23).



Figura 23: Líneas blancas en peces que presentan comportamiento limpiador  
(De izquierda a derecha y de arriba abajo: *Labroides dimidiatus*, *L. bicolor*, *Elacatinus genie*, *E. randalli*)

En general, los patrones de franjas brillantes que presentan estos peces limpiadores contrastan bastante con el medio en el que se encuentran. En estudios realizados en campo con modelos de madera del lábrido limpiador de línea azul, *Labroides dimidiatus*, se demostró que la presencia de la línea lateral es la causa de que se establezca contacto entre el limpiador y su cliente, siendo esta la señal a larga distancia, y es seguida por señales de distancia corta como contacto físico o danzas por parte del limpiador (Stummer *et al.*, 2004).

En cuanto al comportamiento limpiador, han sido ampliamente estudiadas las señales de transmisión de información para comportamiento cooperativo en especies marinas. Estas señales se caracterizan por conductas estereotipadas. Por ejemplo, la “danza táctil” de los peces limpiadores y la danza de los camarones limpiadores, que

advierten de su servicio a los peces “clientes”. A comparación de los peces limpiadores, los camarones limpiadores no son tan vistosos (Becker *et al.*, 2005). Comúnmente los camarones son depredados por peces, por lo tanto, las señales son esenciales para atraer a posibles clientes, para asegurar la cooperación, previo a abandonar la seguridad de la anémona. Un error en la comunicación entre los camarones limpiadores y los posibles clientes puede concluir en la muerte del camarón al ser comido por el pez. En *P. pedersoni*, los individuos que realizan la mayoría de las veces las danzas llamando la atención de posibles clientes, y se aventuran fuera de la protección de la anémona para realizar la limpieza, son las hembras ovígeras (Nuno Simões, Alí Espinosa, com. pers.). Para ellas, un error en la transmisión del mensaje significaría no solamente la muerte, sino también la interrupción de su línea genética, al ser ingerida junto con sus huevos. Al respecto, se puede afirmar que el costo que puede llegar a pagar una hembra ovígera al abandonar la protección de la anémona y realizar labores de limpieza es bastante alto comparado con el beneficio que recibe de ello (que es conseguir una porción de alimento). En relación a esto, estudios recientes en laboratorio y campo colocan a *P. pedersoni* en la categoría de limpiador obligado, es decir, que depende de las interacciones de limpieza como fuente de alimento durante toda su vida béntica (Floeter *et al.*, 2007).

El hecho de que *P. pedersoni* se aleje de la protección que le brinda su anémona, o el sistema *B. annulata*-*A. armatus*, para ingerir parásitos de los clientes puede ser justificado por la carga de lípidos que contienen los parásitos que ingiere. Los lípidos son la principal reserva energética de los animales (y sus óvulos). Un gramo de lípidos produce 9,4 kilocalorías en las reacciones metabólicas de oxidación, mientras que proteínas y glúcidos sólo producen 4,1 kilocalorías por gramo (Devlin, 2004). Una hembra de *P. pedersoni* que se encuentre en estado ovígero requiere mayor cantidad de lípidos, debido a la inversión de nutrientes que le representó la formación y crecimiento de huevos (comúnmente las hembras de mayor tamaño son las que se encuentran ovígeras), además de que requieren dichos nutrientes para la próxima formación de embriones y almacenamiento de reservas energéticas. Dichos lípidos los encuentra en los parásitos que

ingiere, y difícilmente puede obtenerlos de las algas y los detritos que la rodean. Lo anterior puede ser el motivo por el cual se coloca en la categoría de limpiador obligado (Floeter *et al.*, 2007).

Los camarones limpiadores de aguas templadas *Palaemon adspersus* y *P. elegans* también realizan una danza previo a la limpieza, y se observó que los peces que normalmente son sus clientes ingieren a los organismos de ambas especies cuando éstos se encuentran muertos en el sustrato (Östlund-Nilsson *et al.*, 2005).

Un uso alternativo que puede atribuírsele a los hospederos cnidarios de diversos camarones es el de contraste, ya que tanto las antenas blancas o franjas claras en el cuerpo, como la danza con la que comunican su servicio, son muy distintas de la coloración y movimientos de su organismo hospedero.

Hay varios autores que pretenden desacreditar la naturaleza limpiadora de diversas especies de camarones, basados principalmente en evidencia en trabajos de campo (Nizinski, 1989; Spotte, 1999; entre otros). Sin embargo, no describen detalles importantes como la hora a la que fueron realizadas las observaciones (por la importancia que podría presentar la cantidad de luz solar para la actividad de limpieza, referido a la detección de la danza y colores de los camarones limpiadores por parte de los peces “cliente”), la velocidad de la corriente, o si los camarones fueron vistos alimentándose previamente, entre otros factores. Al respecto, se realizaron experimentos en laboratorio en los que demostraron que la actividad limpiadora de camarones del género *Urocaridella* depende del balance entre los ectoparásitos presentes en el pez “cliente” y el nivel de hambre del camarón limpiador (Becker y Grutter, 2005).

## **VISIÓN**

Los ojos compuestos de los crustáceos ilustran una gran radiación evolutiva. Las diferencias reflejan una evolución divergente asociada a adaptaciones al medio acuático, en este caso marino, en que habitan (Cronin, 1986). Bajo el agua, la luz tiene una

distribución angular más restringida, intensidad más baja y largo de onda mas angosto que en ambientes terrestres típicos (Jerlov, 1976).

Los crustáceos son un grupo único entre los animales modernos que poseen ojos compuestos pedunculados con movilidad. Lo anterior incrementa la cantidad de información disponible en comparación con ojos sésiles, ya que les permite tener campos de visión más amplios e incrementa la apertura binocular. En los casos en que el ojo es móvil, se pueden producir cambios cualitativos en la percepción visual, ya que los omatidios de cada ojo no conllevan una relación geométrica fija con el cuerpo del animal ni con el otro ojo (Cronin, 1986). Los omatidios son unidades sensoriales formadas por células fotorreceptoras capaces de distinguir entre la presencia y la falta de luz y, en algunos casos, capaces de distinguir entre colores. El conjunto de omatidios forman los ojos compuestos (Cronin, 1986).

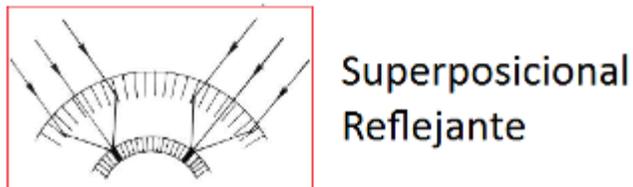
La familia Palaemonidae presenta el tipo de ojos Superposicional Reflejante (Cronin, 1986) (Figura 24). En este tipo de ojo, cada imagen individual formada por el aparato dióptrico de un omatidio puede sobreponerse en las imágenes de otros omatidios. Este tipo de visión tiene la ventaja de producir alta irradiación mejorada en la retina, mientras mantiene una calidad de imagen que en teoría es únicamente limitada por los límites de cada elemento enfocante (Cronin, 1986). El sistema óptico del ojo Superposicional se construye de tal manera que en el arreglo de rdomas, o la retina, se forma una imagen erecta y no una imagen invertida como en el ojo humano. Este tipo de ojos están adaptados para la vida en condiciones de baja luminosidad. Se puede lograr la adaptación a diferentes condiciones luminosas, incluso de tenues rayos de luz, por medio del movimiento de los pigmentos (Björn, 2008).



Aposicional



Superposicional  
Refractante



Superposicional  
Reflejante

Figura 24: Diferentes tipos de ojos compuestos, en el recuadro se ve el tipo de ojo correspondiente a la familia Palaemonidae (Modificado de Cronin, 1986).

La limitación que presentan es que la imagen superpuesta se degrada conforme se incrementa el número de elementos enfocantes, ya que no es posible llevar las partes correspondientes de todas las imágenes contribuyentes al mismo enfoque, además de la dificultad práctica de alinear de una manera precisa tantos dispositivos ópticos separados en un único ojo compuesto (Cronin, 1986).

A continuación se incluye una recopilación de los distintos tipos de ojos que presentan diversos grupos de crustáceos (Tabla 4):

Tabla 4: Distribución taxonómica de los tipos de ojos compuestos en distintos grupos de crustáceos (adultos) (Modificada de Cronin, 1986).

| TAXON               | TIPO DE OJO |
|---------------------|-------------|
| Clase Branchiopoda  | Aposicional |
| Clase Ostracoda     | Aposicional |
| Clase Maxillopoda   |             |
| Subclase Branchiura | Aposicional |
| Subclase Cirripedia | Aposicional |
| Clase Malacostraca  |             |

|                            |                             |
|----------------------------|-----------------------------|
| Subclase Phyllocarida      | No descrito                 |
| Subclase Hoplocarida       |                             |
| Orden Estomatopoda         | Aposicional                 |
| Subclase Eumalacostraca    |                             |
| Superorden Syncarida       | No descrito                 |
| Superorden Peracarida      |                             |
| Orden Mysidacea            | Superposicional Refractante |
| Orden Spelaeogriphacea     | No descrito                 |
| Orden Cumacea              | No descrito                 |
| Orden Tanaidacea           | No descrito                 |
| Orden Isopoda              | Aposicional                 |
| Orden Amphipoda            | Aposicional                 |
| Superorden Eucarida        |                             |
| Orden Euphausiacea         | Superposicional Refractante |
| Orden Amphionidacea        | No descrito                 |
| Orden Decapoda             |                             |
| Familia Penaeidae          | Superposicional Reflejante  |
| Familia Stenopodidae       | Superposicional Reflejante  |
| Familia Palaemonidae       | Superposicional Reflejante  |
| Infraorden Astacidea       | Superposicional reflejante  |
| Infraorden Palinura        | Superposicional reflejante  |
| Infraorden Anomura         |                             |
| Superfamilia Galattheoidea | Superposicional reflejante  |
| Superfamilia Dromioidea    | Superposicional reflejante  |
| Superfamilia Homoloidea    | Superposicional reflejante  |
| Superfamilia Paguroidea    | Aposicional                 |
| Superfamilia Hippoidea     | Aposicional                 |
| Infraorden Brachyura       | Aposicional                 |

Respecto a la visión de *P. pedersoni*, y en general para la familia Palaemonidae, es necesario agregar que sus ojos no están adaptados a la visión nocturna, ya que para la formación de imágenes se requiere el reflejo de luz aunque sea tenue. Así mismo, el tipo de ojos que poseen no tiene adaptaciones para la recepción de luz infrarroja (Cronin, 1986).

Ya que las señales entre *P. pedersoni* y su cliente se establecen de forma visual, y debido a que dichas señalizaciones dependen de la luz del día, se hipotetiza que el comportamiento limpiador estará suspendido durante la noche, y que el camarón estará más cerca de la anémona por la protección que ésta le brinda.

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

Determinar si existe una diferencia en el despliegue del comportamiento limpiador (y por lo tanto el acto de alejarse de la protección de la anémona) entre el día y la noche, mediante filmaciones en condiciones de cero luminosidad (mediante iluminación infrarroja y cámara sensible a luz infrarroja).

### **PARTICULARES**

Determinar si el despliegue de comportamiento limpiador depende de la condición reproductiva (ovígera o no ovígera) (en caso de ser dos o más individuos).

Determinar si el despliegue de comportamiento limpiador depende del tamaño del individuo (en caso de ser dos o más individuos).

Determinar si la distancia a la cual se encuentran los camarones de la anémona difiere entre el día y la noche.

## **HIPÓTESIS**

### **GENERAL**

El despliegue del comportamiento limpiador (y por lo tanto el acto de alejarse de la protección de la anémona) se suspende durante la noche.

### **PARTICULARES**

En caso de ser dos o más individuos, el comportamiento limpiador es desplegado por la hembra ovígera.

En caso de ser dos o más individuos, y en ausencia de hembra ovígera, el comportamiento limpiador es desplegado por el individuo de mayor tamaño.

Los individuos se encuentran a menor distancia de la anémona durante la noche en comparación con el día.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones fueron realizadas durante la salida al Arrecife Alacranes, del 19 de febrero al 01 de marzo del 2011. El reconocimiento de zona se hizo en viajes anteriores (Figura 25a). Las zonas muestreadas alrededor de la isla Pérez fueron clasificadas según la abundancia de *P. pedersoni* resultante de viajes prospectivos, donde ya habían sido encontrados varios ejemplares, principalmente en la punta norte y la formación coralina que se encuentra al noreste de la punta norte, y al este de la isla. También se realizó una búsqueda en la zona oeste y la punta sur, aunque la abundancia de organismos fue de muy baja a nula. Se anexa una imagen de las zonas que fueron muestreadas (Figura 25b).



Figura 25: a) Colecta y reconocimiento de zona en Arrecife Alacranes (15-20/04/10) (Foto: Ricardo González)  
b) Zonas de muestreo alrededor de Isla Pérez en Arrecife Alacranes (Imagen: Google Earth).

A partir de los reconocimientos preliminares se determinaron las tres principales zonas que se muestrearían durante el día y durante la noche. La zona A comprendió todas las cabezas de coral de la Punta Norte que se encontraban entre 3 y 8 m de profundidad. La zona B comprendió todas las cabezas de coral de Punta norte que se encontraban a

menos de 3 m de profundidad. La zona C comprendió toda la zona de manchones de corales en la zona este de la isla. En esta zona los organismos se encontraron en su totalidad entre 3 y 8 m de profundidad (Figura 25b).

Las observaciones se realizaron en condiciones de luz y en oscuridad. Para este trabajo en particular, las variables medidas fueron: condición reproductiva (ovado o no ovado), tamaño de los organismos (chico, mediano y grande), número de individuos presentes y presencia de comportamiento limpiador. El tamaño de los organismos se midió a partir de un punto de referencia (un lápiz) a una distancia suficiente para aproximar el tamaño y no demasiada para influir sobre el comportamiento, después de hacer las observaciones necesarias, para no alterar el resultado de ellas. El tamaño se aproximó de la siguiente manera: menos de 1 cm, chico; entre 1.0 y 2.5 cm, mediano; mayor a 2.5 cm, grande.

Además se registró: día de observación, condición luminosa (amanecer, medio día, atardecer, noche), número de hospedero, hora del registro, número de organismos presente, condición reproductiva, tamaño de los organismos, distancia de la anémona, posición respecto a la anémona (superior, centro o inferior; izquierda o derecha) (Figura 26), presencia de comportamiento limpiador, profundidad, sustrato, otros huéspedes. Se incluye el ejemplo de una sección de la tabla de toma de datos, la cual debió ser compacta para facilitar la captura de información durante los buceos (Ver Tabla C en Anexos – Tablas).

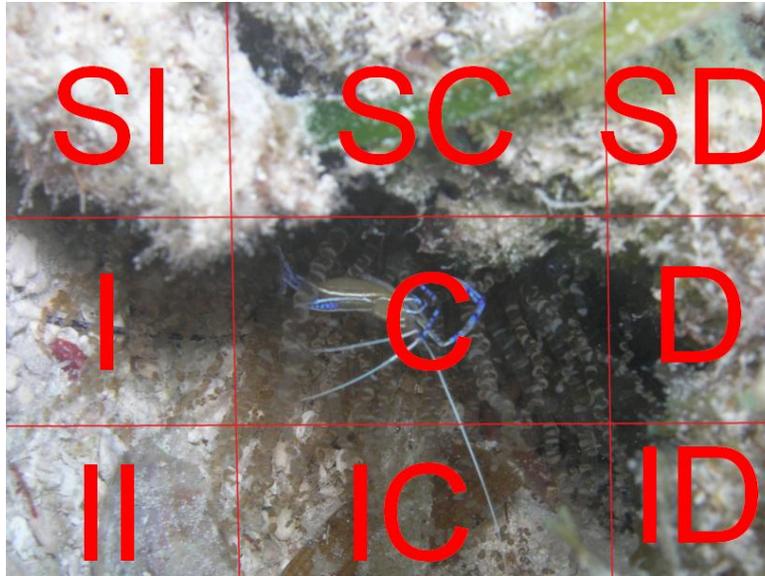


Figura 26: Posición del camarón respecto a la anémona. SI = superior izquierda, SC = superior centro, SD = superior derecha, I = izquierda, C = centro, D = derecha, II = inferior izquierda, IC = inferior centro, ID = inferior derecha (Foto modificada de Nuno Simões).

El comportamiento limpiador se dividió en tres partes: Movimiento de antenas: el individuo que se encuentra sobre o cerca de la anémona comienza a agitar las antenas al detectar a un posible cliente, describiendo un semicírculo con cada una de ellas; Danza: el individuo se aleja ligeramente de la anémona (hasta aproximadamente 15 cm) y comienza a hacer movimientos bruscos con los pleópodos (que le impulsan hacia atrás), al mismo tiempo que agita las antenas de atrás hacia adelante; Alejamiento de la anémona: al verificar que no corre riesgo, se aleja de la anémona hasta el lugar en que se encuentra el cliente potencial, subiéndose a éste para comenzar la búsqueda de parásitos, tejido muerto, restos de comida, etc. De presentar alguno de los movimientos mencionados, se tomó como presencia de comportamiento limpiador, ya que para el efecto de este trabajo no era necesario que se acercara o incluso se subiera a las personas que estábamos buceando. Lo anterior debido a que tan sólo quisimos registrar si el camarón también ofrecía servicio de limpieza en ausencia de luz.

La realización del muestreo fue sistemática: primero se seleccionó y registró una zona. Se salió con la primera luz del día. Al encontrar un hospedero con uno o más *P. pedersoni* se realizaron las observaciones necesarias y se puso una pequeña marca fosforescente (cinta rosa plástica) sujeta a cualquier superficie firme cerca del

hospedero, marcada con el número de sitio (para comparar los datos de la misma anémona en la noche). En la noche se buscaron las mismas anémonas y se hicieron las mismas observaciones. Todas las observaciones (diurnas y nocturnas) fueron grabadas con una cámara de video con sensibilidad a luz infrarroja marca Sony, modelo Handycam DCR-DVD405, usando una carcasa sumergible de la marca Ikelite, y las observaciones nocturnas se realizaron de la siguiente manera: Se usó una lámpara de luz blanca sumergible hasta que se localizó la marca. A partir de ahí, se apagaron todas las luces blancas y se procedió con una luz infrarroja (lámpara CCTV con 77 LEDs infrarrojos modelo CCTV-450 de la marca Steren) montada en una carcasa diseñada para guardar la lámpara y dos baterías de larga duración. La guía fue por medio de la cámara sumergible con visión nocturna. Todas las observaciones se grabaron en ausencia de luz blanca para no alterar al mínimo la conducta del camarón.

Los datos recopilados se almacenaron en Excel, y se analizaron todos, a menos que se indique lo contrario, por medio de la prueba de Chi cuadrada ( $\chi^2$ ).

## RESULTADOS

Del total de individuos registrados en Isla Pérez, 43 presentaron comportamiento limpiador durante el día, y ninguno durante la noche. Es decir, la hipótesis general de que el comportamiento limpiador se suspende en la noche quedó probada. Para encontrar si el comportamiento limpiador se asocia a la condición reproductiva, se generó una tabla de comportamiento limpiador (presente contra ausente) vs. estado ovígero (presente contra ausente) (Tabla 5):

Tabla 5: Comportamiento limpiador vs. estado ovígero.  
C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente.

|        | OVÍGERA | NO OVÍGERA | TOTAL |
|--------|---------|------------|-------|
| C.L.P. | 5       | 38         | 43    |
| C.L.A. | 20      | 210        | 230   |
| TOTAL  | 25      | 248        | 273   |

Derivado de los análisis estadísticos, se concluye que la condición reproductiva y el comportamiento limpiador son independientes ( $\chi^2 = 0.08838053$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.76624616$ ). Se generó una gráfica de porcentajes tomando cada uno de los grupos de comportamiento limpiador como 100% (Fig. 27).

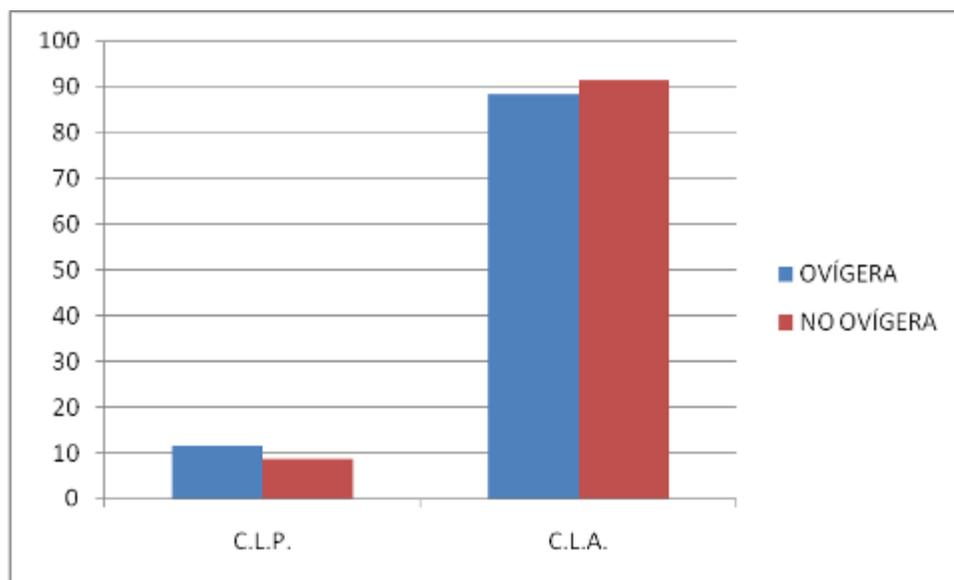


Figura 27: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador para cada condición reproductiva. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente.

Para comprobar si el comportamiento limpiador es llevado a cabo por los organismos de mayor tamaño, se analizaron los siguientes datos (Tabla 6):

Tabla 6: Comportamiento limpiador vs. tamaño del individuo. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente, CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|        | CH | MED | GDE | TOTAL |
|--------|----|-----|-----|-------|
| C.L.P. | 3  | 35  | 5   | 43    |
| C.L.A. | 54 | 127 | 49  | 230   |
| TOTAL  | 57 | 162 | 54  | 273   |

Derivado del análisis estadístico, se acepta la hipótesis de que el comportamiento limpiador está asociado con el tamaño ( $\chi^2 = 10.62315056$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.004934148$ ). Sin embargo, haciendo una tabla de porcentajes de comportamiento limpiador contra tamaño (Tabla 7), queda claro que los individuos de mayor tamaño no fueron los que desplegaron principalmente el comportamiento limpiador.

Tabla 7: Porcentajes de comportamiento limpiador vs. tamaño del individuo. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente, CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|        | CH    | MED   | GDE   | TOTAL |
|--------|-------|-------|-------|-------|
| C.L.P. | 6.98  | 81.39 | 11.63 | 100   |
| C.L.A. | 23.48 | 55.22 | 21.30 | 100   |

De esta última tabla se obtuvo la siguiente gráfica (Fig. 28), en que cada grupo de comportamiento limpiador representa el 100%:

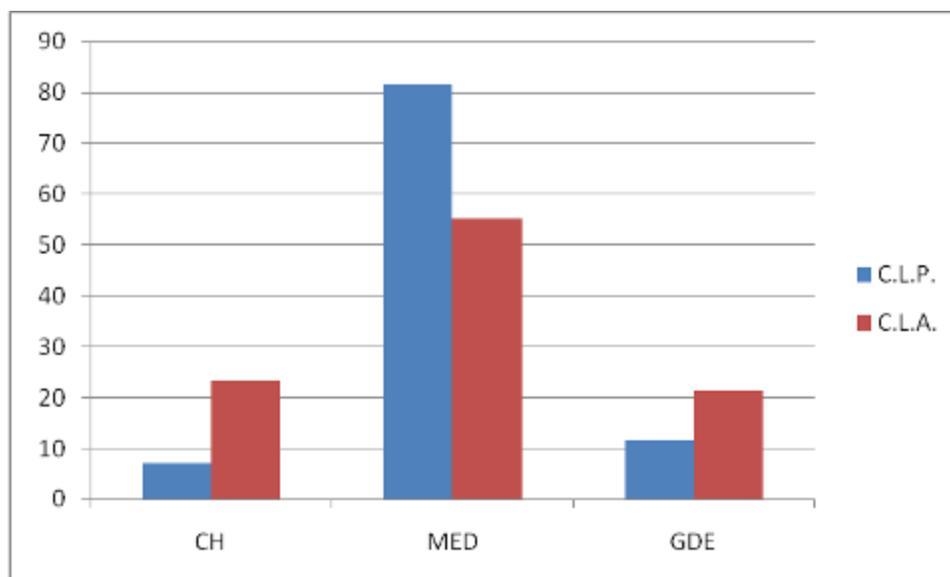


Figura 28: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador vs. tamaño. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente, CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

En cuanto a la comparación de distancia de los camarones respecto del hospedero durante la noche y durante el día, se presentó una situación inesperada al momento de los muestreos. En los mismos sitios en que se avistaba y documentaba a los individuos durante el día, al realizar los muestreos nocturnos, los individuos no se encontraban en el sitio, o por lo menos había menor número de individuos en el hospedero. Al contrario de lo esperado, se encontraron algunos individuos varios centímetros más alejados de sus hospederos que durante el día, incluso a distancias de más de 1 m (Tabla 8).

Tabla 8: Distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa.

|       | 0 a 5 cm | 6 a 10 cm | 11 a 15 cm | 16 a 20 cm | > 20 cm | TOTAL |
|-------|----------|-----------|------------|------------|---------|-------|
| DIA   | 88       | 103       | 66         | 15         | 1       | 273   |
| NOCHE | 7        | 22        | 39         | 31         | 3       | 102   |
| TOTAL | 95       | 125       | 105        | 46         | 4       | 375   |

En la tabla se separaron los grupos dependiendo de la distancia respecto al hospedero, agrupando cada 5 centímetros. Del total de 273 organismos registrados en el día, sólo se encontraban presentes 102 en la noche. Esto presentó un problema para el análisis de datos. Sin embargo, al generar una tabla de porcentajes, queda clara la diferencia de distancia entre el día y la noche (Tabla 9):

Tabla 9: Porcentajes de distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa.

|       | 0 a 5 cm | 6 a 10 cm | 11 a 15 cm | 16 a 20 cm | > 20 cm | TOTAL |
|-------|----------|-----------|------------|------------|---------|-------|
| DIA   | 32.24    | 37.73     | 24.18      | 5.49       | 0.36    | 100   |
| NOCHE | 6.86     | 21.57     | 38.24      | 30.39      | 2.94    | 100   |

Los camarones, de estar presentes en la cercanía de su hospedero, se encontraron más alejados durante la noche que durante el día. Se generó una gráfica de esta última tabla para apreciar mejor la diferencia entre condiciones luminosas (Fig. 29). Cada condición luminosa representa el 100%.

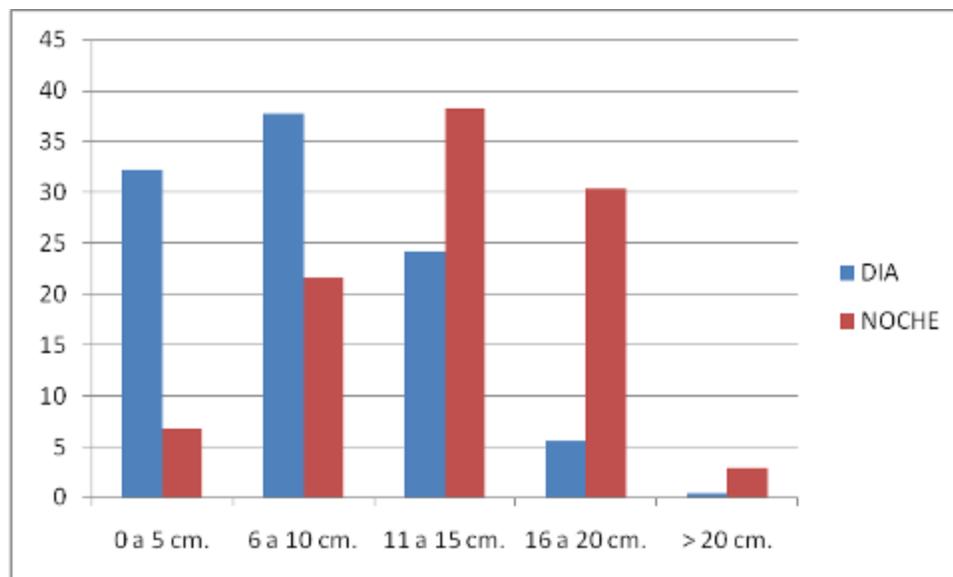


Figura 29: Gráfica de porcentajes de distancias respecto al hospedero vs. condición luminosa.

Para saber si existe una relación entre el tamaño del organismo y la condición reproductiva (ovígera vs. no ovígera) se generó una tabla comparativa (Tabla 10).

Tabla 10: Tamaño del organismo vs. condición reproductiva.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|            | CH | MED | GDE | TOTAL |
|------------|----|-----|-----|-------|
| OVÍGERA    | 0  | 3   | 22  | 25    |
| NO OVÍGERA | 57 | 159 | 32  | 248   |

Se comprueba que existe una asociación significativa entre la condición reproductiva y el tamaño de la hembra ( $\chi^2 = 80.8897043$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 2.72285E-18$ ), que queda confirmada gracias a la siguiente tabla de porcentajes (Tabla 11), a partir de la cual se generó una gráfica (Fig. 30) en que cada condición reproductiva representa el 100%:

Tabla 11: Porcentajes de tamaño del organismo vs. condición reproductiva.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|            | CH    | MED   | GDE   | TOTAL |
|------------|-------|-------|-------|-------|
| OVÍGERA    | 0     | 12    | 88    | 100   |
| NO OVÍGERA | 22.99 | 64.11 | 12.90 | 100   |

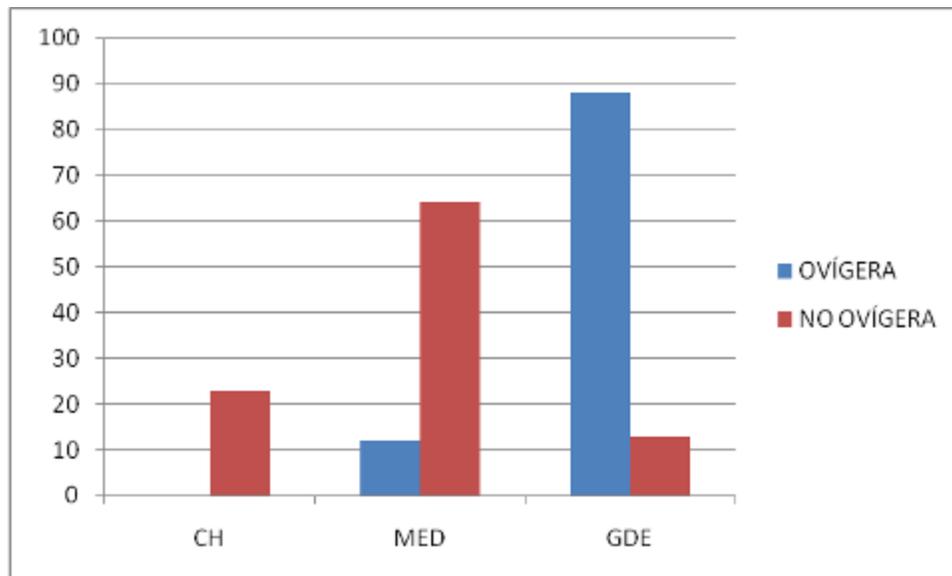


Figura 30: Gráfica de porcentajes de tamaño del organismo vs. condición reproductiva.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

Respecto a si el comportamiento limpiador se relaciona con la profundidad, se obtuvieron los datos de la siguiente tabla (Tabla 12):

Tabla 12: Comportamiento limpiador vs. profundidad. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente. Profundidad en metros.

|        | 0 a 3 m | 3 a 7 m | ≥ 8 m | TOTAL |
|--------|---------|---------|-------|-------|
| C.L.P. | 18      | 12      | 12    | 42    |
| C.L.A. | 101     | 55      | 75    | 231   |

Derivado del análisis estadístico, se determina que el comportamiento limpiador es independiente de la profundidad ( $\chi^2 = 0.503748741$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0.777342389$ ).

Para observar gráficamente este resultado, se generó una tabla de porcentajes de comportamiento limpiador vs. profundidad (Tabla 13).

Tabla 13: Porcentajes de comportamiento limpiador vs. profundidad. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente. Profundidad en metros.

|        | 0 a 3 m | 3 a 7 m | ≥ 8 m | TOTAL |
|--------|---------|---------|-------|-------|
| C.L.P. | 42.86   | 28.57   | 28.57 | 100   |
| C.L.A. | 43.72   | 23.81   | 32.47 | 100   |

A partir de la tabla de porcentajes, se generó la gráfica siguiente (Fig. 31), en que cada grupo de comportamiento limpiador representa el 100%:

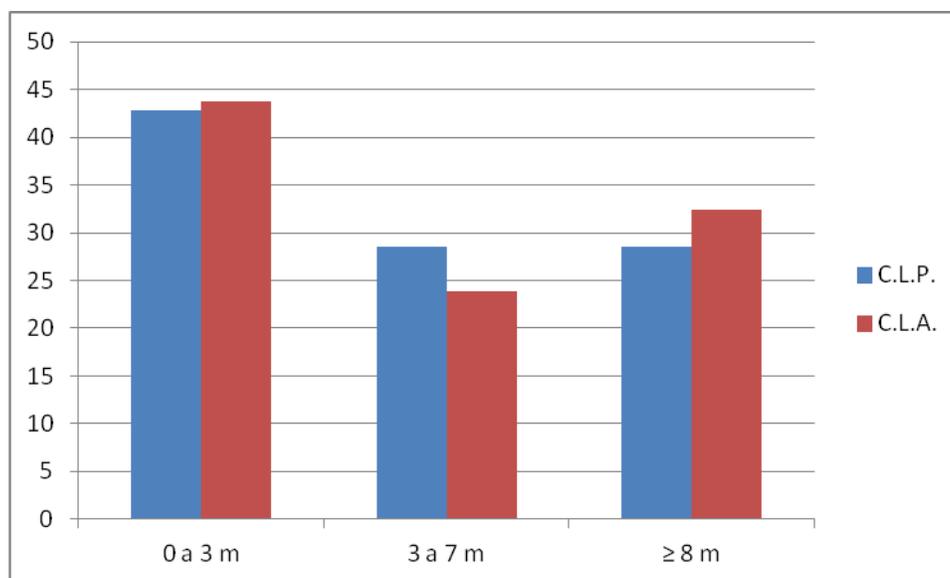


Figura 31: Gráfica de porcentajes de comportamiento limpiador vs. profundidad. C.L.P. = comportamiento limpiador presente, C.L.A. = comportamiento limpiador ausente. Profundidad en metros.

También se realizaron análisis de datos referentes a la posición ocupada respecto al hospedero. El primero fue para encontrar si hay una asociación entre el tamaño del organismo y su posición respecto al hospedero (Tabla 14).

Tabla 14: Tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|       | CENTRO (1) | ARRIBA (2) | MEDIO (3) | ABAJO(4) | TOTAL |
|-------|------------|------------|-----------|----------|-------|
| CH    | 0          | 3          | 9         | 45       | 57    |
| MED   | 2          | 85         | 51        | 24       | 162   |
| GDE   | 9          | 25         | 16        | 4        | 54    |
| TOTAL | 11         | 113        | 76        | 73       | 273   |

Aquí se contó Centro como encontrarse sobre el hospedero, y comúnmente Abajo se refiere a los organismos en la arena (debajo de la cabeza de coral). Al aplicar la prueba estadística, se encontró que existe una asociación significativa entre el tamaño del organismo y la posición que ocupa respecto a su hospedero ( $\chi^2 = 128.0017$ ,  $gl = 6$ ,  $p = 3.39E-25$ ). A partir de esta tabla, se generó una tabla de porcentajes (Tabla 15):

Tabla 15: Porcentajes de tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

|     | CENTRO (1) | ARRIBA (2) | MEDIO (3) | ABAJO(4) | TOTAL |
|-----|------------|------------|-----------|----------|-------|
| CH  | 0          | 5.26       | 15.79     | 78.95    | 100   |
| MED | 1.23       | 52.47      | 31.49     | 14.81    | 100   |
| GDE | 16.66      | 46.29      | 29.63     | 7.41     | 100   |

Para observar claramente las diferencias en la posición respecto al hospedero en función del tamaño del organismo, se generó la siguiente gráfica (Fig. 32). Se aprecia la predominancia de organismos medianos y grandes en el centro y arriba del hospedero, mientras que los organismos pequeños se encuentran casi en su totalidad abajo. En la gráfica, cada grupo de tamaño de organismo representa el 100%.

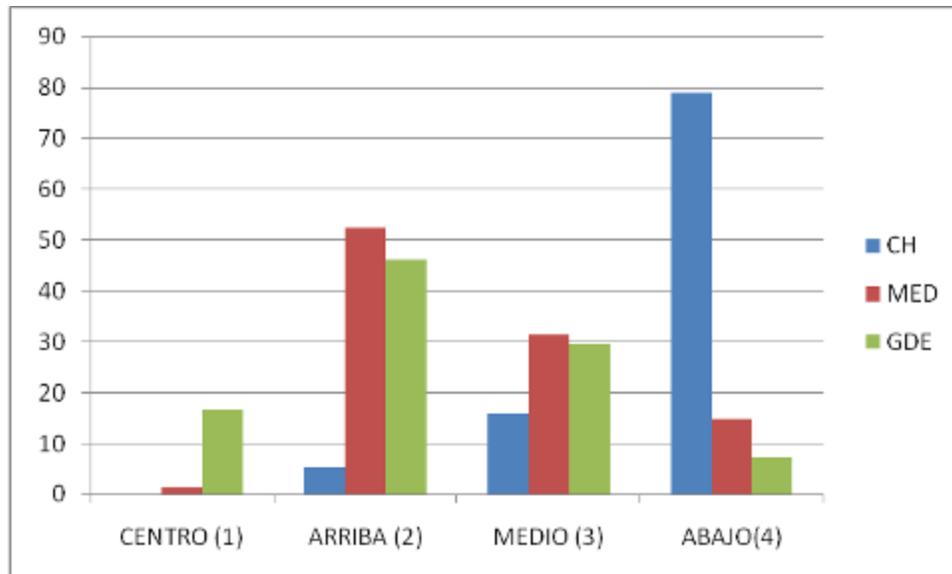


Figura 32: Gráfica de porcentajes de tamaño del organismo vs. posición respecto al hospedero.  
CH = chico, MED = mediano, GDE = grande.

El segundo análisis de datos fue referente a la posición ocupada respecto al hospedero contra condición reproductiva. Todos los individuos que se encontraban sobre el hospedero entraron en la categoría de CENTRO. Todos los individuos que se encontraban alrededor del hospedero, sin importar la posición, entraron en la categoría NO CENTRO (Tabla 16).

Tabla16: Condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero.

|            | CENTRO | NO CENTRO | TOTAL |
|------------|--------|-----------|-------|
| OVÍGERA    | 9      | 16        | 25    |
| NO OVÍGERA | 2      | 246       | 248   |

Derivado del análisis estadístico, se comprueba que existe una asociación significativa entre la condición reproductiva y la posición respecto al hospedero ( $\chi^2 = 63.92577$ , gl = 1, p = 1.29E-15). Esto es, hay proporcionalmente más individuos ovígeros (que no ovígeros) sobre el hospedero. A partir de estos datos se generó una tabla de porcentajes (Tabla 17):

Tabla 17: Porcentajes de condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero.

|            | CENTRO | NO CENTRO | TOTAL |
|------------|--------|-----------|-------|
| OVÍGERA    | 36.00  | 64.00     | 100   |
| NO OVÍGERA | 0.81   | 99.19     | 100   |

Con esta tabla se generó la siguiente gráfica (Fig. 33), en la que cada grupo de condición reproductiva representa el 100%:

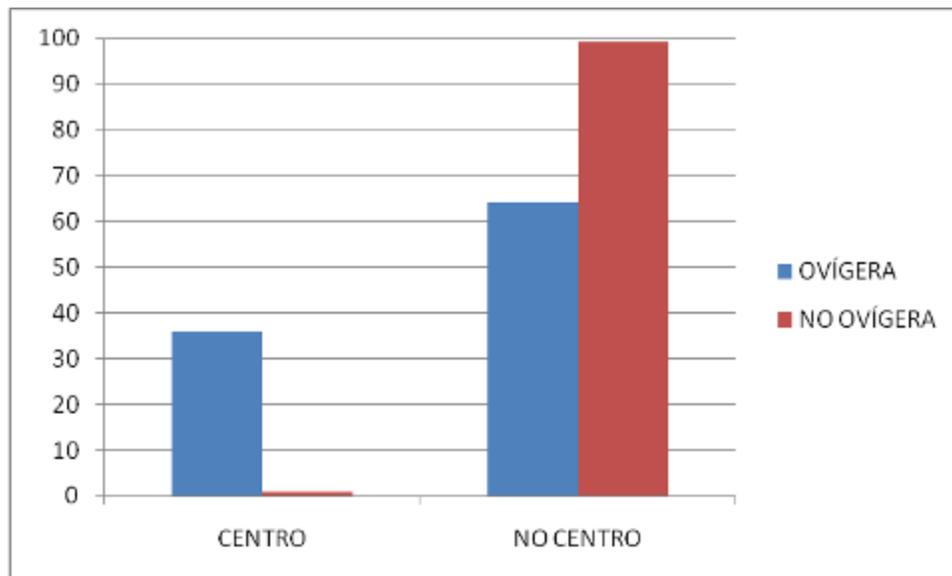


Figura 33: Gráfica de porcentajes de condición reproductiva vs. posición respecto al hospedero.

## DISCUSIÓN

Debido al costo energético de la comunicación, cuando los intereses del señalizador y del receptor están estratégicamente alineados, ésta debe ser cooperativa y las señales deben ser tan eficientes como sea posible (Searcy y Nowicki, 2005). En el caso de *P. pedersoni* la comunicación se puede considerar cooperativa debido a la interacción interespecífica positiva que se da durante el acto de limpieza, con un costo energético de medio a bajo (Stoddard y Salazar, 2011).

Sin embargo, debido a la falta de visión nocturna de *P. pedersoni* (Cronin, 1986; Björn, 2008), y debido a que éste y los peces “cliente” dependen de señales visuales para iniciar la comunicación previa al acto de limpieza (Limbaugh *et al.*, 1961; Sargent y Wagenbach, 1975), resulta claro que aún cuando el costo energético de la señalización sea bajo, no existe motivo para que sea desplegado en ausencia de luz.

En el trabajo de Pringle y Hamazaki (1998) se menciona que la actividad nocturna por parte de los camarones responde a la necesidad de evitar a peces depredadores de hábitos diurnos. Aún cuando *P. pedersoni* no despliega conducta limpiadora durante la noche, permanece bastante activo. Aunque la mayoría de los individuos de una colonia se pueden encontrar en las cercanías de su anémona hospedera durante la noche, hubo varios que no fueron localizados. Lo anterior podría sugerir que el valor de protección de la anémona se suspende durante la noche, cuando los posibles depredadores de *P. pedersoni* se encuentran inactivos.

Otra hipótesis que existe acerca de la asociación de *P. pedersoni* con *B. annulata*, radicalmente distinta a la de protección, es el valor de contraste que le ofrece la anémona al camarón (Mahnken, 1972). Gwaltney y Brooks (1994) propusieron que independientemente de la protección que provee la anémona, *P. pedersoni* selecciona a cualquier especie como hospedero, mientras le provea de un fondo contrastante. Esta hipótesis, descartada bajo la suposición de que los camarones se encontrarían más cercanos a su anémona hospedera durante el día que durante la noche, puede quedar como probable a partir del descubrimiento de la disgregación de los grupos durante la noche.

## **CONCLUSIONES**

A pesar de que se acepta la hipótesis general de la suspensión de comportamiento limpiador durante la noche, se rechaza el fundamento de que es debido a la protección que le brinda la anémona al incrementarse el riesgo de depredación en ausencia de luz. Lo anterior debido a que los organismos muestreados se encontraron sin excepción a mayor

distancia de su hospedero durante la noche que durante el día. Podría proponerse el mismo argumento, aunque a la inversa: *P. pedersoni* se encuentra más cercano a la anémona en presencia de luz solar, ya que corre mayor riesgo de depredación que en ausencia de luz. Esto podría explicarse por la falta de actividad nocturna de posibles depredadores. Además, ese mismo argumento puede usarse al hablar de la suspensión de comportamiento limpiador durante la noche, aunque aplicado a los peces “cliente”.

La desarticulación de los grupos durante la noche puede implicar un complicado comportamiento social, así como el reconocimiento de cada uno de los organismos del grupo, ya que al visitar varios días seguidos la misma anémona, los grupos permanecían prácticamente sin cambios en cuanto a número y posición de los individuos. Al parecer las jerarquías juegan un papel importante en la vida social de *P. pedersoni*, ya que como se vio en los resultados, los individuos que se situaban sobre o cerca de la anémona eran los que realizaban el servicio de limpieza (en general los de mayor tamaño del grupo).

Aún cuando se rechazara la hipótesis de que las hembras ovígeras son las únicas que ofrecen el servicio de limpieza, al estar éstas presentes son las que comúnmente lo ofrecen. Esto se relaciona directamente con la observación de que, de encontrarse hembras ovígeras en la anémona, estaban siempre sobre o arriba de la anémona.

Derivado de las observaciones en Isla Pérez, se puede afirmar que en esta localidad las jerarquías en grupos de *P. pedersoni*, respecto a la posición en la anémona, descienden del centro hacia afuera y de arriba hacia abajo. Lo anterior se comprueba con base en los análisis a partir de observaciones en el campo de tamaño del organismo y su posición respecto a la anémona, y de condición reproductiva y posición respecto a la anémona, ya que se encontró que el tamaño y la condición reproductiva están asociados.

## **CAPÍTULO 3 – FILMACIONES NOCTURNAS DE ECLOSIÓN (FASE EXPERIMENTAL CONTROLADA)**

### **INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES**

El conocimiento de los mecanismos de dispersión de los organismos es central en el entendimiento de las interacciones conductuales, relaciones ecológicas y potencial evolutivo. Por este motivo se han estudiado profundamente dichos mecanismos en ecosistemas terrestres, tales como la dispersión de semillas y polen de plantas terrestres, así como las migraciones de vertebrados e insectos (Knowlton y Keller, 1986).

Muchos invertebrados marinos que son sésiles o sedentarios en su etapa de adultos tienen larvas móviles que proveen a la especie la mayor parte del movimiento que ocurre durante su ciclo vital. Como es difícil estudiar a dichas larvas y su comportamiento en la naturaleza, se sabe poco acerca de los mecanismos a través de los cuales se dispersan (Knowlton y Keller, 1986). En el caso específico de *Periclimenes pedersoni*, se sabe muy poco acerca de sus mecanismos de dispersión, y menos aún acerca del acto de eclosión. El único estudio realizado que probó la importancia de las pistas químicas para la eclosión y el asentamiento de larvas de *P. pedersoni* fue realizado por Goy (1990).

Las señales químicas son importantes en el comportamiento de casi todos los organismos en los que han sido estudiadas. Algunas señales químicas son conocidas como feromonas, es decir, señales para comunicación química entre coespecíficos. Las feromonas han evolucionado su función de comunicación a través de selección natural y sexual (Atema y Steinbach, 2007).

Las feromonas pueden clasificarse por su solubilidad, concentración y modo de percepción. En el medio acuático, las feromonas son solubles en agua y pueden dispersarse a cierta distancia del individuo emisor. Debido a la dilución, el estímulo llega al individuo receptor en bajas concentraciones. Los quimiorreceptores del individuo receptor

deben tocar la sustancia para poder percibirla. Por lo anterior, estas sustancias son conocidas como feromonas de contacto (Bauer, 2004).

El término pistas químicas se usa para indicar casos en los que no hay evidencia que las señales fueron producidas por el emisor con propósitos de comunicación. Dichas señales se liberan como productos de desecho metabólico y son detectadas convenientemente por cualquier organismo con los receptores e intereses apropiados, incluyendo depredadores, parásitos, potenciales simbioses y coespecíficos (Atema y Steinbach, 2007).

En el presente trabajo, se realizaron experimentos de laboratorio para determinar si las hembras ovígeras de *P. pedersoni* se alejan de su anémona hospedera cuando la eclosión de los huevos es inminente. Se decidió usar como hospedero a la anémona *Bartholomea annulata*, que fue la especie de hospedero en la que fueron encontradas las hembras colectadas. *P. pedersoni* se encuentra principalmente asociado a *B. annulata* en cada localidad en que ha sido reportado, excepto en Florida (Silbiger y Childress, 2008).

Respecto a la preferencia de *P. pedersoni* por *B. annulata*, Silbiger y Childress (2008) encontraron en estudios de campo que la abundancia de *P. pedersoni* estaba correlacionada con la abundancia de *B. annulata*. También en laboratorio se ha documentado una mayor afinidad hacia *B. annulata* que hacia *C. gigantea* con camarones *P. pedersoni* del Caribe mexicano (Rodríguez-Pestaña, 2007). Rodríguez-Pestaña (2007) demostró que la inducción de resistencia a las toxinas de las anémonas hospederas no es el principal medio de selección de *P. pedersoni* para formar asociaciones. En el campo, la mayoría de los camarones asociados a anémonas se encuentran asociados con pocas anémonas de especies simpátricas. Esta especificidad implica que los camarones son capaces de distinguir hospederos potenciales (Guo *et al.*, 1996).

Se han reportado tres fases previas a la completa aclimatación del camarón a la anémona: Fase I, durante la cual ninguno de los simbioses se encuentra aclimatado al otro, y no hay contactos físicos entre ellos. Fase II, durante la cual ninguno de los simbioses se encuentra aclimatado al otro, pero hay contactos físicos entre ellos, como producto de las tentativas del camarón de aproximarse a la anémona. Fase III, durante la

cual el camarón ya está aclimatado a la anémona, pero ésta continua presentando respuestas ante la presencia del camarón entre sus tentáculos. Se consideró que la aclimatación total de ambos simbioses sólo ocurre cuando la anémona deja de presentar respuesta alguna a la presencia del camarón entre sus tentáculos. Esta condición ha sido observada tanto en asociaciones mantenidas durante largo tiempo en el laboratorio como en condiciones naturales (Rodríguez-Pestaña, 2007).

En relación al caso en que las pistas químicas sirven de guía entre un organismo y su hospedero en la asociación interespecífica conocida como simbiosis, se han realizado trabajos referentes al papel de la interacción anémona-camarón, en los que se concluye que la presencia en el tanque de la anémona *B. annulata* (o de exudados de ella) induce el acto de eclosión por parte de la hembra ovígera y aumenta la sobrevivencia de las larvas (Goy, 1990). Los experimentos realizados por Goy (1990) mostraron resultados referentes al asentamiento de larvas de varios camarones carídeos con pistas químicas de anémonas. En el caso de *P. pedersoni*, se obtuvo un porcentaje de sobrevivencia a postlarva de 15.2% al exponer continuamente a las larvas a exudados de *B. annulata*, y de 20% al exponerlas a dichas pistas a partir de la zoea 9 (último estadio larvario antes del asentamiento o postlarva). Al exponer continuamente a las larvas a exudados de *C. gigantea* obtuvo sólo 1% de sobrevivencia a postlarva y hubo una mortalidad total al exponerlas a partir de la zoea 9. Al no tener sobrevivencia en su grupo control (sin exudados de anémonas), sugirió que la presencia de pistas químicas de su principal anémona hospedera, *Bartholomea annulata*, puede favorecer la sobrevivencia de las larvas en el último estadio larvario (al incitar el asentamiento). Sin embargo, en el mismo trabajo expuso que al colocar las larvas en el mismo tanque en que se mantenía *B. annulata*, la totalidad de las larvas fueron ingeridas por esta en menos de una hora (Goy, 1990). *P. pedersoni* es una especie que presenta una fecundidad particularmente baja, al compararse con otras especies de la familia Palaemonidae de las aguas tropicales y subtropicales de Florida y del Golfo de México (Ver RESULTADOS – FECUNDIDAD).

Derivado de observaciones en laboratorio, se sabe que las eclosiones de *P. pedersoni* son nocturnas (Nuno Simões, Andrés Altamira, Manuel Amaral, com. pers.). Por

lo anterior, se decidió realizar las filmaciones en completa ausencia de luz, tan sólo con cámaras y lámparas infrarrojas. Respecto a las filmaciones con luz infrarroja en laboratorio, experimentos realizados con *Palaemon serratus*, un camarón con hábito de alimentación detritívoro nocturno, mantuvo sus patrones de comportamiento mientras fue mantenido en oscuridad constante y registrado en filmaciones con luz infrarroja por tres días (Guerao y Ribera, 1996). Al ser la familia Palaemonidae un grupo monofilético (Bracken *et al.* 2009), con tipo de ojo Superposicional reflejante para todos sus miembros (Cronin, 1986), se puede suponer que la luz infrarroja no afecta el comportamiento en oscuridad de ninguno de ellos. Lo anterior permite suponer que el acto de eclosión se realiza durante la noche, y es llevado a cabo lejos de la anémona hospedera para incrementar la sobrevivencia de las larvas al disminuir la posibilidad de que sean depredadas por la anémona.

## **OBJETIVO**

Determinar por medio de filmaciones nocturnas si la hembra ovígera se aleja de la anémona al momento de llevar a cabo la eclosión.

## **HIPÓTESIS**

Una vez aclimatada a la anémona, la hembra ovígera eclosiona más frecuentemente fuera de la anémona de lo que se esperaría al azar.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Se realizaron pruebas preliminares con acuarios de acrílico y distintos materiales de fondo (para evitar reflejos). Con base en esas pruebas, se diseñó un sistema experimental que permitió filmar la eclosión de huevos de hembras ovígeras, en condiciones de control estricto de parámetros en acuarios aislados con su propio sistema de recirculación (cada acuario tenía su propio sistema de filtración, independiente de los otros acuarios). Los tres acuarios de vidrio fueron sellados con silicón negro para evitar los

reflejos de la luz infrarroja que se utilizó durante las filmaciones. El tamaño de los acuarios utilizados para los experimentos fue 85 cm de largo, 15 cm de ancho y 20 cm de alto. Dentro de cada acuario se hizo una división de 15 cm en un extremo para colocar el sistema de filtración y la bomba de recirculación, con una pared de 18 cm de alto para permitir un flujo reducido de agua. El retorno del agua fue por medio de manguera al otro extremo del acuario. La recirculación del acuario, de flujo unidireccional, se puso en funcionamiento tan sólo por 4 h cada mañana, después de que las hembras y las anémonas se alimentaran, para remover detritos y oxigenar el agua. El flujo de agua de la bomba del filtro fue de 200 litros por hora, aunque se reducía por el paso a través de la manguera de menor diámetro que la salida estándar de la bomba.

El diseño rectangular de los acuarios fue pensado para que la hembra ovígera pudiera tener espacio para moverse de un lado al otro del acuario. En un extremo se colocó una anémona *Bartholomea annulata* dentro de una concha de *Strombus gigas*, y en el otro extremo se colocó otra concha similar pero vacía, en la que pudiera sostenerse el camarón hembra en el momento de la eclosión (Collado, 2007). Se ha registrado en hembras de *Lysmata amboinensis* y *L. debelius* que las hembras requieren de un sustrato del cual aferrarse para realizar los movimientos de eclosión (abanican con fuerza el abdomen, moviendo los pleópodos con una frecuencia muy alta y realizan movimientos convulsivos) (Collado, 2007).

En el extremo de salida de flujo de agua, se colocó un sistema de filtración que constó de una fase de filtración mecánica (esponja) y una fase de filtración química (carbón activo) modelo Magic-Jet Filter (Magi-200) de la marca Resun.

Frente a cada acuario se colocó una cámara con sensibilidad alta a luz infrarroja, modelo CCTV-130 a color de Steren, que registró los movimientos del camarón durante toda la noche. Las tres cámaras se conectaron a la computadora por medio de un capturador de video de tres canales modelo CCTV-910 de Steren. La iluminación se realizó con dos lámparas CCTV con 77 LEDs infrarrojos modelo CCTV-450 de la marca Steren, una lámpara de 90 LEDs de la marca Noldus, una lámpara de 20 y dos de 10 LEDs (de fabricación casera) para colocar en la parte posterior de los tanques según las necesidades

de contraste. Todo quedó grabado en la memoria de la computadora, para poder analizar el momento exacto de la eclosión.

Durante el día, los acuarios se encontraban iluminados por luz natural, y durante la noche se sellaban todas las ventanas y hendiduras por las que pudiera entrar luz del exterior, para minimizar su posible efecto en el comportamiento de las hembras. Se llevaron a cabo tres réplicas (cada réplica fue un acuario de observación) en la primera fase del experimento, y una en la segunda. A continuación se muestra el esquema del sistema experimental (Fig. 34):

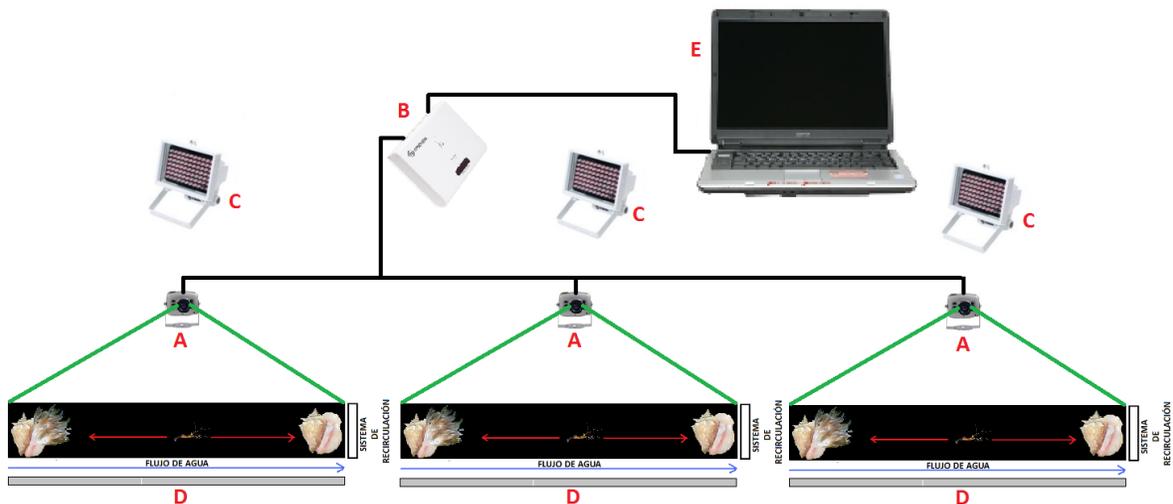


Figura 34: Esquema del sistema de filmación. Acuario con anémona dentro de concha en un extremo y concha vacía en el otro (A: Cámaras sensibles a luz infrarroja, B: Concentrador de imágenes, C: Reflectores de LEDs infrarrojos, D: Barras de LEDs para contraste, E: Computadora) (Imagen: Alí Espinosa).

En las pruebas preliminares se ajustó la distancia y el ángulo de los reflectores, así como el ángulo de la cámara, para poder captar la totalidad del acuario. Se hicieron pruebas de contrastes para registrar al máximo los movimientos nocturnos del camarón (Fig. 35).

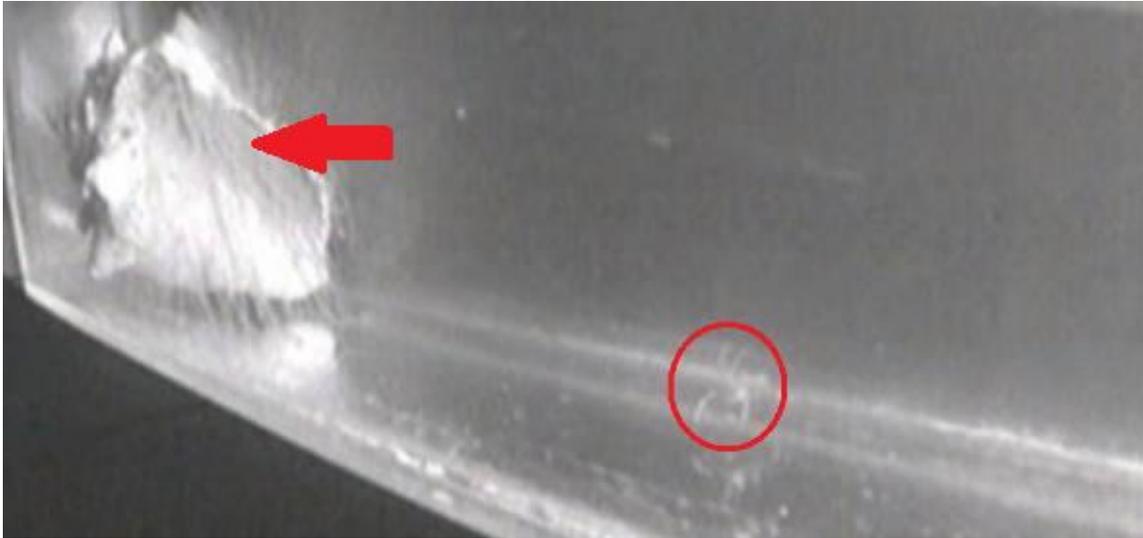


Figura 35: Prueba de filmación nocturna con reflectores de LEDs infrarrojos y cámara especial para registrar movimientos nocturnos de hembras ovígeras en total oscuridad. La anémona (que se encuentra dentro de la concha) se muestra con la flecha roja. El camarón se señala con el círculo rojo (Foto: Alí Espinosa).

A continuación se muestra una fotografía de los sistemas ya montados (Fig. 36):

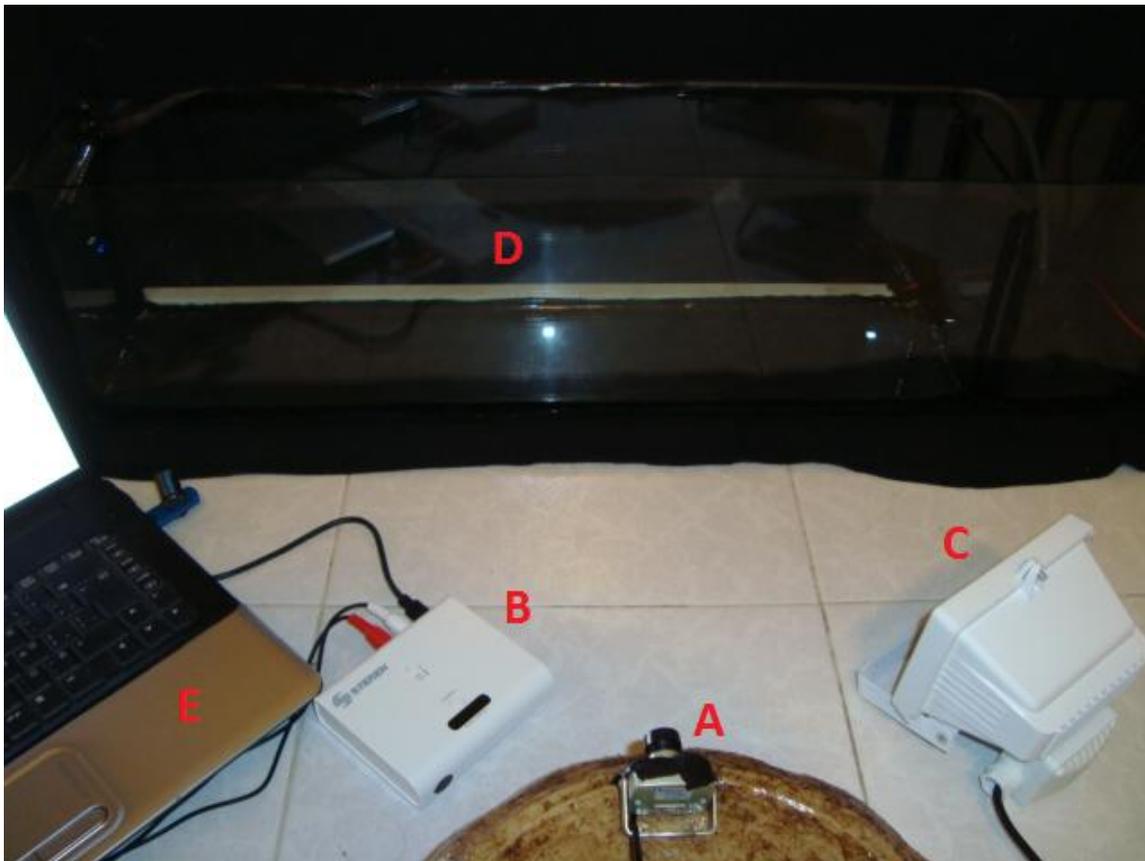


Figura 36: Sistema de filmación montado (A: Cámaras sensibles a luz infrarroja, B: Concentrador de imágenes, C: Reflectores de LEDs infrarrojos, D: Barras de LEDs para contraste, E: Computadora) (Imagen: Alí Espinosa).

Las hembras ovígeras de *P. pedersoni* fueron colectadas en Arrecife Alacranes (Punta Norte de Isla Pérez) y las anémonas *Bartholomea annulata* en los Arrecifes de Sisal (*B. annulata* fue la anémona hospedera en que se encontraron las hembras de *P. pedersoni* colectadas). Las hembras fueron sometidas a un proceso de aclimatación a las anémonas hospederas en los acuarios de observación. Después de un período de 20 días iniciaron las eclosiones. Experimentos previos reportan una aclimatación de *P. pedersoni* a *B. annulata* en un periodo entre 4 y 24 horas en condiciones de laboratorio (Rodríguez-Pestaña, 2007).

Las zonas en las que podía eclosionar la hembra fueron definidas con base en el tamaño de los acuarios y el tamaño promedio de las anémonas. A partir del extremo en que se encontraba la anémona se midió 50% del espacio total del acuario y esa zona se definió como “sobre o cerca de la anémona”. A partir de esa zona, el resto del acuario hasta el otro extremo donde se encontraba el sustrato en que la hembra podía fijarse para la eclosión se definió como “lejos de la anémona”. Se indujo que dicho lugar de fijación para la eclosión sería el sustrato en que se encuentra anclada la anémona o el sustrato al otro lado del tanque (en ambos casos una concha). Si el evento ocurría fuera de cualquiera de estos dos sustratos, se registraría el lado del tanque en que sucediera.

Dado que el evento podría suceder en cualquiera de las dos mitades del tanque, se planteó la hipótesis  $p > q$ , donde  $p$  = probabilidad de que la hembra ovígera realice el acto de eclosión lejos de la anémona y  $q$  = probabilidad de que la hembra ovígera realice el acto de eclosión cerca de la anémona. Si se generaban 9 réplicas independientes, se tendrían que presentar 8 o 9 eclosiones lejos de la anémona para poder aceptar la hipótesis con un nivel de significancia  $\alpha = 0.05$ , y con 12 réplicas independientes se requerían 10, 11 o 12 eclosiones lejos de la anémona.

## RESULTADOS

### FECUNDIDAD

En la Tabla 18 se incluyen datos de fecundidad de algunas especies de la familia Palaemonidae (tamaño del camarón y promedio de huevos por individuo). Si se compara el número promedio de huevos de una hembra de *P. pedersoni* (73.33) contra una hembra de *Palaemon northropi* (395.23), se hace evidente la diferencia en cuanto a fecundidad (Corey y Reid, 1991).

Tabla 18: Fecundidad en distintos miembros de la familia Palaemonidae, con número de individuos estudiados, distancia promedio de la órbita al margen medio posterior del cefalotórax (CT-SO) y número promedio de huevos (los valores para *P. pedersoni* fueron obtenidos en el laboratorio de ecología a partir de las hembras ovígeras capturadas en Panamá) (Modificada de Corey y Reid, 1991).

| ESPECIE                           | n  | PROM. CT-SO (mm) | PROM. # HUEVOS |
|-----------------------------------|----|------------------|----------------|
| <i>Palaemon northropi</i>         | 13 | 6.90             | 395.23         |
| <i>Palaemonetes intermedius</i>   | 22 | 5.53             | 104.86         |
| <i>Palaemonetes pugio</i>         | 13 | 5.46             | 109.62         |
| <i>Periclimenes longicaudatus</i> | 24 | 2.51             | 92.75          |
| <i>Periclimenes americanus</i>    | 9  | 3.06             | 247.33         |
| <i>Periclimenes pandionis</i>     | 5  | 3.53             | 171.00         |
| <i>Pontonia margarita</i>         | 4  | 6.78             | 1538.25        |
| <i>Leander tenuicornis</i>        | 13 | 6.42             | 452.08         |
| <i>Macrobrachium ohione</i>       | 12 | 16.15            | 11050.50       |
| <i>Macrobrachium olfersii</i>     | 8  | 11.06            | 3098.88        |
| <i>Periclimenes pedersoni</i>     | 9  | 2.22             | 73.33          |

La fecundidad de *P. pedersoni* se estimó a partir de 9 hembras ovígeras recolectadas en Panamá. Se usó la distancia de la órbita al margen medio posterior del cefalotórax (CT-SO) para realizar la comparación con los datos de Corey y Reid (1991), y porque después de un tiempo en conservación es la medida que menos se altera al sufrir maltrato los especímenes.

Se incluye a continuación una gráfica de estas mismas hembras de Panamá en que se compara la distancia de la órbita al margen medio posterior del cefalotórax (CT-SO) contra el número de huevos que presentaron. Se aprecia que el número de huevos tiende a aumentar con el tamaño de la hembra (Fig. 37).

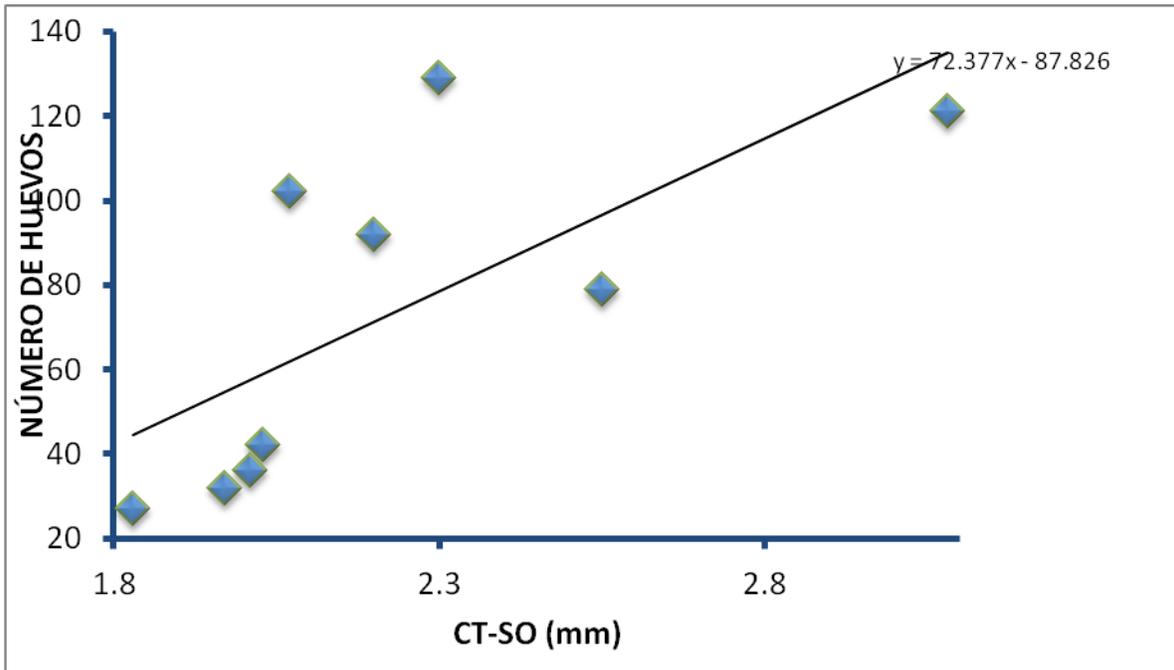


Figura 37: Número de huevos vs. medida Cefalotórax-Sutura Orbital de *P. pedersoni* colectados en Panamá.

### COMPORTAMIENTO NOCTURNO DE ECLOSIÓN

En el experimento con tres repeticiones, la eclosión ocurrió en los tres acuarios de observación la misma noche, que fue la quinta noche de grabaciones. Al contrario de lo que se esperaba, las hembras no se movieron de la concha en la que se encontraba la anémona para eclosionar. Más aún, en ningún momento bajaron de ella, hasta el amanecer del día siguiente. El hecho de que las hembras se colocaran detrás de las conchas (lo cual sucedió todas las noches desde que iniciaron las grabaciones), y la baja resolución de las cámaras, impidieron determinar el momento justo de las eclosiones, es decir, la hora en que estas ocurrieron.

En el experimento sin repeticiones, las tres cámaras se utilizaron para filmar distintos lugares del mismo acuario. Se pudo documentar que la hembra no bajó de la concha durante las primeras tres noches y que durante la mañana del cuarto día, una vez que se desconectaron las cámaras y se iba a alimentar a los organismos, la eclosión comenzó. Cuando la hembra comenzó a eclosionar. Se volvieron a conectar las cámaras, y aunque se perdió el inicio de la eclosión, la hembra continuó realizando movimientos convulsivos del abdomen durante cerca de 5 horas. Dichos movimientos los realizó tanto sobre la concha con la anémona, como en el vidrio del fondo del acuario, casi hasta la mitad de distancia de la concha vacía. Básicamente se trató de contracciones del abdomen, al mismo tiempo que movía rápidamente los pleópodos, siempre en posición horizontal respecto al fondo sobre el que se encontraba. Al final de algunos de estos movimientos, extendía el abdomen rápidamente, quedando en posición casi vertical. El tiempo entre movimientos convulsivos fue entre 15 s y 2 min. Intercalados con los movimientos, se registraron constantes remociones de huevos por parte de la hembra (con el primer par de pereiópodos), e incluso en una ocasión se apreció que ingería uno de ellos.

Se anexan 2 series de fotos tomadas de los videos. La primera muestra a la hembra realizando un movimiento de extensión del abdomen, y se aprecia el momento en que un huevo (o larva) es liberado. En ese momento la hembra se encontraba justo bajo la concha con la anémona (Fig. 38).

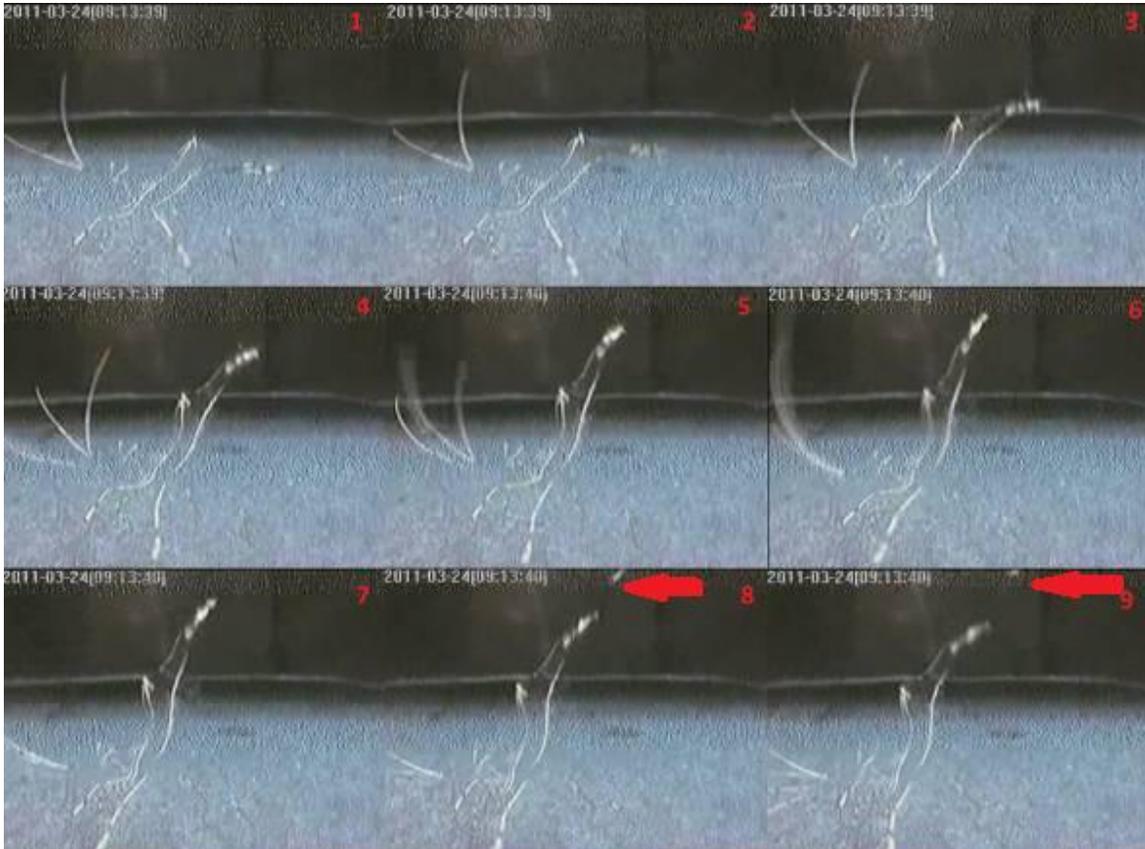


Figura 38: Secuencia de fotos de hembra en el acto de eclosión. Se puede apreciar en las dos últimas fotografías la liberación de un huevo o una larva en la parte superior derecha de cada foto, marcado con las flechas rojas (fotos 8 y 9) (lapso total: 2 segundos).

La segunda serie muestra a la hembra manipulando los huevos con las quelas, e incluso se aprecia el momento en que rompe uno de los huevos para ingerirlo (Fig. 39).

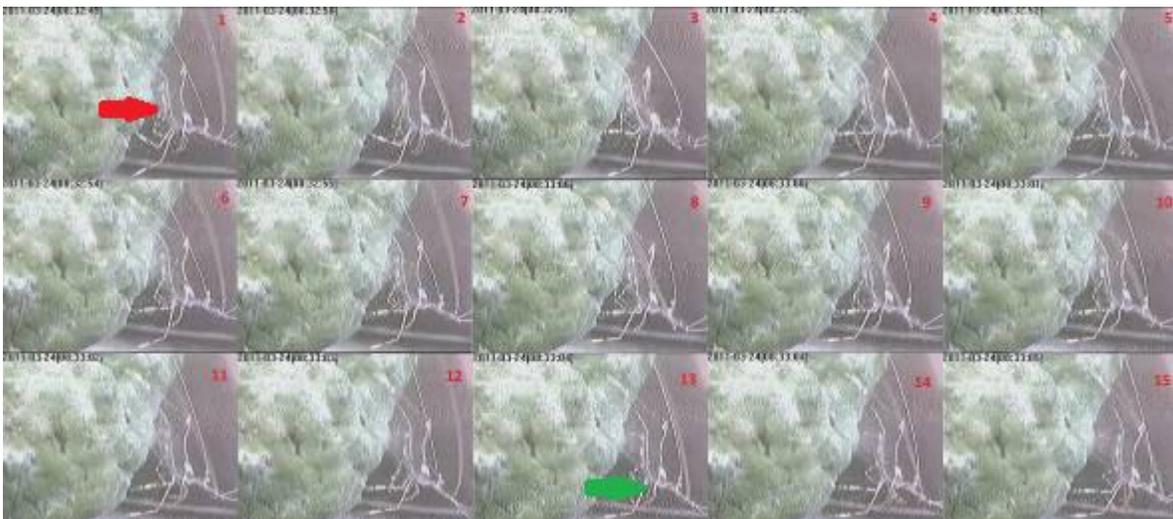


Figura 39: Secuencia de fotos en que la hembra manipula los huevos con el primer par de pereiópodos, e incluso ingiere uno de ellos. La flecha roja muestra la manipulación de los huevos en los pleópodos, la flecha verde muestra el momento en que lleva uno de los huevos a la boca (lapso total: 23 segundos).

Estadísticamente no era necesario continuar con el experimento, ya que aún para 12 repeticiones independientes, con 2 eclosiones que ocurrieran “sobre o cerca de la anémona” se rechazaba la hipótesis.

## CONCLUSIONES

En los experimentos de laboratorio, las hembras de *P. pedersoni* no se alejaron de la anémona en el momento de la eclosión, lo cual pudo deberse a diversos factores derivados del cautiverio, como lo sugiere la marcada diferencia entre lo observado en el campo y en el laboratorio. Las mismas hembras que fueron filmadas durante los experimentos mostraron conductas nocturnas muy distintas cuando fueron observadas en su hábitat natural. Como se mencionó en el capítulo anterior, la totalidad de organismos filmados en campo se encontraba a mayor distancia de la anémona durante la noche que durante el día.

En ninguna de las repeticiones del primer experimento se encontraron larvas en el acuario, aún cuando las hembras ya no presentaban huevos en el abdomen. En el experimento sin repetición, en el que se observó de cerca los movimientos convulsivos de la hembra, tampoco se observó ninguna larva, tan sólo algunos huevos sin eclosionar. Más aún, la hembra al parecer ingirió algunos huevos directamente de su abdomen. Esto puede ser debido a que las hembras desovaron sin haber sido fecundadas, o al stress derivado del cautiverio, ya que en general no consumieron el alimento que les fue ofrecido.

Estos experimentos no permiten concluir que las hembras de *P. pedersoni* no se alejen de su anémona hospedera al momento de la eclosión. En cautiverio, las hembras se alejaban más de la anémona durante el día que durante la noche, mientras que en su hábitat natural, las hembras mostraban un patrón conductual a la inversa. Se puede suponer que los resultados de estos experimentos reflejaron problemas metodológicos.

Sin embargo, en este trabajo se filmó, por primera vez, los movimientos convulsivos de la hembra de *P. pedersoni* en el momento de la eclosión. Además, este

trabajo sienta las bases técnicas y metodológicas para futuras observaciones conductuales de carídeos, en las que se tendría que dar un mejor enfoque a la hipótesis, y definir con más precisión las unidades conductuales a cuantificar.

## BIBLIOGRAFÍA

- **Andrade** C.A., Barton E. D. (2000). Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research* 105, 26191-26201.
- **Anker** A. (2001). Two new species of snapping shrimps from the Indo-Pacific, with remarks on colour patterns and sibling species in Alpheidae (Crustacea: Caridea). *The Raffles Bulletin of Zoology* 49 (1), 57-12.
- **Anker** A., Hurt H., Knowlton N. (2008). Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical Eastern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 543-562.
- **Ardelean** A., Fautin D. G. (2004). Variability in nematocysts from a single individual of the sea anemone *Actinodendron arboreum* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria). *Hydrobiologia* 530/531, 189–197.
- **Atema** J., Steinbach M. A. (2007). Chemical communication and social behavior of the lobster *Homarus americanus* and other decapod Crustacea. En: Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms. J. E. Duffy y M. Thiel. *Oxford University Press*, Oxford, 115-144.
- **Bauer** R. T. (1981). Color Patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae). *Marine Biology* 64, 141-152.
- **Bauer** R. T. (2004). Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans. *University of Oklahoma Press*, Norman, 282 pp.
- **Becker** J. H., Grutter A. S. (2004). Cleaner shrimps do clean. *Coral Reefs* 23, 515–520.
- **Becker** J. H., Grutter A. S. (2005). Client fish ectoparasite loads and cleaner shrimp *Urocaridella* sp. c hunger levels affect cleaning behavior. *Animal Behaviour* 70, 991–996.
- **Becker** J. H., Curtis L. M., Grutter A. S. (2005). Cleaner shrimp use a rocking dance to advertise cleaning service to clients. *Current Biology* 15, 760–764.
- **Berggren** M. (1993). *Spongiocaris hexactinellicola*, a new specie of stenopodidean shrimp (Decapoda: Stenopodidae) associated with hexactinellid sponges from Tartar Bank, Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 13, 784-792.

- **Björn** L. O. (2008). The diversity of eye optics. En: Photobiology. The Science of Life and Light. L. O. Björn. *Springer*, 223-253.
- **Bracken** H., Toon A., Felder D., Martin J., Finley M., Rasmussen J., Palero F., Crandall K.A. (2009). The Decapod Tree of Life: Compiling the Data and Moving toward a Consensus of Decapod Evolution. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67(1), 99-1116.
- **Bromelle** N. S. (1964). The Russell and Abney Report on the Action of Light on Water Colours. *Studies in Conservation* 9(4), 140-152.
- **Bruce** A. J. (1976). Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism. *Biology and Geology of Coral Reefs* 3, 37-94.
- **Bruce** A. J. (1980). *Periclimenes carinidactylus* Bruce, a crinoid-associated pontonine shrimp, from South Australia. *Crustaceana*, 38, 295-305.
- **Calado** R. (2008) Marine Ornamental Shrimp. Biology, Aquaculture and Conservation. *Blackwell Publishing*, Oxford, 256 pp.
- **Campos-Salgado** A. I. (2009). Distribución geográfica y abundancia de las anémonas (Cnidaria: Anthozoa) *Condylactis gigantea*, *Bartholomea annulata* y sus camarones simbioses *Periclimenes pedersoni*, *P. yucatanicus*, *Alpheus armatus* y *Thor amboinensis* (Crustacea: Decapoda: Caridea) en la costa del Caribe mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- **Carton** J.A., Chao Y. (1999). Caribbean Sea eddies inferred from TOPEX/POSEIDON altimetry and a 1/6° Atlantic Ocean model simulation. *Journal of Geophysical Research* 104, 7743-775.
- **Centurioni** L. R., Niiler P. P. (2003). On the surface currents of the Caribbean Sea. *Geophysical Research Letters* 30(6), 1279-1282.
- **Chace** F. A. (1958). A new shrimp of the genus *Periclimenes* from the West Indies. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 71, 125-130.
- **Chávez-Hidalgo** A. (2009). Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe mexicano. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, México.
- **Chace** F. A. (1972). The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 98, 1-179.

- **Cianci M.**, Rizkallah P. J., Olczak A., Raftery J., Chayen N. E., Zagalsky P. F., Helliwell J. R. (2001). Structure of Lobster Apocrustacyanin A1 Using Softer X-rays. *Acta Cryst.* 57, 1219-1229.
- **Collado J.** (2007). Filmación de movimientos convulsivos en el acto de eclosión de *Lysmata amboinensis*. [web en línea]. Disponible desde internet en: <83.136.184.130/fartet/Freza\_Lysmata.wmv>.
- **Corey S.**, Reid D. M. (1991). Comparative fecundity of decapod crustaceans. I. The fecundity of thirty-three species of nine families of Caridean shrimp. *Crustaceana* 60, 270-293.
- **Cowen R. K.**, Lwiza K. M. M., Sponaugle S., Paris C. B., Olson D. B. (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287, 857–859.
- **Crawford J. A.** (1992). Acclimation of the shrimp, *Periclimenes anthophilus*, to the giant sea anemone, *Condylactis gigantea*. *Bulletin of Marine Science*, 50(2), 331-341.
- **Criales M. M.** (1979). Ecología y etología de los camarones limpiadores de peces *Periclimenes pedersoni* (Chace) y *Lysmata grabhami* (Gordon) en la bahía de Santa Marta (Colombia). *Acta Científica Venezolana* 30, 570-576.
- **Criales M. M.** (1984). Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in the Santa Marta region, Colombia. *Journal of Crustacean Biology* 4, 307-317.
- **Criales M. M.**, Corredor L. (1977). Aspectos etológicos y ecológicos de camarones limpiadores de peces (Natantia: Palaemonidae, Hippolytidae, Stenopodidae). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín* 9, 141-156.
- **Cronin T. W.** (1986). Optical design and evolutionary adaptation in crustacean compound eyes. *Journal of Crustacean Biology* 6(1), 1-23.
- **Daewel U.**, Schrum C., Temming A. (2011). Towards a more complete understanding of the life cycle of brown shrimp (*Crangon crangon*): modelling passive larvae and juvenile transport in combination with physically forced vertical juvenile migration. *Fisheries Oceanography* 20 (5)
- **Devlin T. M.** (2004). Bioquímica. *Reverté*, Barcelona, 1248pp.
- **Dunn D. F.** (1981). The clownfish sea anemones: Stichodactylidae (Coelenterata: Actiniaria) and other sea anemones symbiotic with pomacentrid fishes. *Transactions of the American Philosophical Society* 71 (1), 1-115.

- **Elliott** J. K., Mariscal R. N., Roux K. H. (1994). Do anemonefishes use molecular mimicry to avoid being stung by host sea anemones? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 179, 99-113.
- **Elliott** J. K., Mariscal R. N. (1996). Ontogenetic and interspecific variation in protection of anemonefishes from sea anemones. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 208, 57-72.
- **Elliott** J. K., Mariscal R. N. (2001). Coexistence of nine anemonefish species: differential host and habitat utilization, size and recruitment. *Marine Biology* 138, 23-35.
- **Enriquez** C., Mariño-Tapia I. J., Herrera-Silveira J. A. (2010) Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Continental Shelf Research* 30 (2), 127-137.
- **Fautin** D. G. (1991). The anemonefish symbiosis: What is known and what is not. *Symbiosis* 10, 23-46.
- **Floeter** S. R., Vázquez D. P., Grutter A. S. (2007). The macroecology of marine cleaning mutualisms. *Journal of Animal Ecology* 76, 105–111
- **Goy** J. W. (1990). Components of reproductive effort and delay of larval metamorphosis in tropical marine shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea and Stenopodidea). Tesis doctoral. Texas A&M University. College Station, Texas, 177 pp.
- **Guerao** G., Ribera C. (1996). Locomotor Activity Patterns and Feeding Habits in the Prawn *Palaemon Serratus* (Pennant, 1777) (Decapoda, Palaemonidae) in the Alfacs Bay, Ebro Delta, Spain. *Crustaceana* 69(1), 101-112.
- **Guo** C. C., Hwang J. S., Fautin D. G. (1996). Host selection by shrimps symbiotic with sea anemones: a field survey and experimental laboratory analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202, 165-176.
- **Gwaltney** C. L., Brooks W. R. (1994). Host specificity of the anemoneshrimp *Periclimenes pedersoni* and *P. yucatanicus* in the Florida Keys. *Symbiosis* 16(1), 83-93.R.B.
- **Heywood** R. B., Priddle J. (1987). Retention of phytoplankton by an eddy. *Continental Shelf Research* 7(8), 937-955.
- **Herrnkind** W., Stanton G., Conklin E. (1976). Initial characterization of the commensal complex associated with the anemone, *Lebrunia danae*, at grand Bahama. *Bulletin of Marine Science* 26(1), 65-71.

- **Holthuis** L. B., Eibl-Eibesfeldt I. (1964). A new species of the genus *Periclimenes* from Bermuda (Crustacea, decapoda, palaemonidae). *Senckenbergiana Biologica* 45, 185–192.
- **Humann** P., DeLoach N. (2002). Reef Creature Identification: Florida, Caribbean and Bahamas. *New World Publications, Inc.*, Jacksonville, 320 pp.
- **Jerlov** N. G. (1976). Marine optics. *Elsevier*, Amsterdam, 231 pp.
- **Johns** W.E., Lee T. N., Schott F. A., Zantopp R. J., Evans R. H. (1990). The North Brazil Current retroflection: Seasonal structure and eddy variability. *Journal of Geophysical Research* 95, 22103-22119.
- **Jonasson** M. (1987). Fish cleaning behavior of shrimp. *Journal of Zoology* 213, 117-131.
- **Jordán-Dahlgren** E. (2002). Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs* 21, 205-215.
- **Kaplan** E. H. (1999). A Field Guide to Coral Reefs: Caribbean and Florida. *Houghton Mifflin Harcourt*, Boston, 320 pp.
- **Kinder** T.H. (1983). Shallow currents in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico as observed with satellite-tracked drifters. *Bulletin of Marine Science* 33, 239-246.
- **Knowlton** N., Keller B. D. (1982). Symmetric Fights as a Measure of Escalation Potential in a Symbiotic, Territorial Snapping Shrimp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10, 289-292.
- **Knowlton** N., Keller B. D. (1983). A New, Sibling Species of Snapping Shrimp Associated with the Caribbean Sea Anemone *Bartholomea Annulata*. *Bulletin of Marine Science* 33(2), 353-362.
- **Knowlton** N., Keller B. D. (1986). Larvae which fall far short of their potential: Highly localized recruitment in an Alpheid shrimp with extended larval development. *Bulletin of Marine Science* 39(2), 213-223.
- **Levine** D. M., Blanchard O. J. (1980) Acclimation of two shrimps of the genus *Periclimenes* to sea anemones. *Bulletin of Marine Science* 30(2), 460-466.
- **Limbaugh** C., Pederson H., Chace F. A. Jr. (1961). Shrimps that clean fishes. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 11, 237-257.

- **Mahnken C.** (1972). Observations on cleaner shrimps of the genus *Periclimenes*. En: Results of the Tektite Program: Ecology of coral reef fishes. B. B. Collette y S. A. Earle. *Natural History Museum, Los Angeles County Science Bulletin* 14, 71-83.
- **Mathews L. M.** (2006). Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. *Molecular Ecology* 15, 4049–4063.
- **McCammom A., Sikkel P. C., Nemeth D.** (2010). Effects of three Caribbean cleaner shrimps on ectoparasitic monogeneans in a semi-natural environment. *Coral Reefs* 29, 419–426.
- **Mihalik, M. B.** (1989). Investigations on symbioses between shrimp and sea anemones. *Masters Abstracts International* 28-03, 391.
- **Molinari R. L., Spillane M., Brooks I., Atwood D., Duckett C.** (1981). Surface Currents in the Caribbean Sea as Deduced From Lagrangian Observations. *Journal of Geophysical Research* 86(C7), 6537–6542.
- **Mooers C.N.K., Maul G. A.** (1998). Intra-Americas sea circulation. En: *The Sea*, K.H. Brink y A.R. Robinson (Eds.), Wiley, New York, 1062 pp.
- **Murdoch R. C.** (1989). The effects of a headland eddy on surface macrozooplankton assemblages North of Otago Peninsula, New Zealand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 29(4), 361-383.
- **Murphy S.J., Hurlburt H. E., O'Brien J. J.** (1999). The connectivity of eddy variability in the Caribbean Sea, the Gulf of Mexico, and the Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research* 104, 1431-1453.
- **Nizinski M. S.** (1989). Ecological distribution, demography and behavioral observations on *Periclimenes anthophilus*, an atypical symbiotic cleaner shrimp. *Bulletin of Marine Science* 45(1), 174-188.
- **Nyusten J.A., Andrade C. A.** (1993). Tracking mesoscale ocean features in the Caribbean Sea using Geosat altimetry. *Journal of Geophysical Research*, 98, 8389-8394.
- **Okuno J., Bruce A. J.** (2010). Designation of *Ancylomenes* gen. nov., for the 'Periclimenes aesopius species group' (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), with the description of a new species and a checklist of congeneric species. *Zootaxa* 2372, 85-105. En: De Grave S., Fransen C. H. J. M. (2010). Contributions to shrimp taxonomy. *Zootaxa* 2372, 1–414.

- **Östlund-Nilsson** S., Becker J. H., Nilsson G. E. (2005). Shrimps remove ectoparasites from fishes in temperate waters. *Biology Letters* 1, 454–456.
- **Pringle** C. M., Hamazaki T. (1998). The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology* 79, 269–280.
- **Roberts** C. M. (1997). Connectivity and Management of Caribbean Coral Reefs. *Science* 278, 1454-1457.
- **Rodríguez-Pestaña** L. C. (2007). Aspectos sobre la selección de hospedero entre el camarón simbiote anemonal *Periclimenes pedersoni* y sus anémonas hospederas *Bartholomea annulata* y *Condylactis gigantea*. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- **Roemmich** D. (1981). Circulation in the Caribbean Sea: A well-resolved inverse problem. *Journal of Geophysical Research* 86, 7993-8005.
- **Salas** E., Molina-Ureña H., Walter R. P., Heath D. D. (2010). Local and regional genetic connectivity in a Caribbean coral reef fish. *Marine Biology* 157, 437–445.
- **Sargent** R. C., Wagenbach G. E. (1975). Cleaning behavior of the shrimp, *Periclimenes anthophilus* Holthuis and Eibl-Eibesfeldt (Crustacea: Decapoda: Natantia) *Bulletin of Marine Science* 25(4), 466-472.
- **Searcy** W. A., Nowicki S. (2005). The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems. *Princeton University Press*, Princeton, 288pp.
- **Silbiger** N., Childress M. J. (2008). Interspecific variation in anemone shrimp distribution and host selection in the Florida Keys (USA): implications for marine conservation. *Bulletin of Marine Science* 83, 329–345.
- **Smith** W. L. (1977). Beneficial behavior of a symbiotic shrimp to its host anemone. *Bulletin of Marine Science* 27(2), 343-346.
- **Spotte** S., Heard R. W., Bubucis P. M., Manstan R. R., McLelland J. A. (1991). Pattern and coloration of *Periclimenes rathbunae* from the Turks and Caicos Islands, with comments on host associations in other anemone shrimps of the West Indies and Bermuda. *Gulf Research Reports* 8, 301–311.
- **Spotte** S., Heard R. W., Bubucis P. M. (1994). Pontoniine shrimps (decapoda: caridea: palaemonidae) of the northwest Atlantic. *Periclimenes antipathophilus* new

species, a black coral associate from the turks and Caicos islands and eastern Honduras. *Bulletin of Marine Science* 55, 212-227.

- **Spotte** S. (1995). New records of association for the anemone shrimp *Periclimenes pedersoni* Chace, 1958 (Decapoda: Caridea): The bivalve mollusk *Lima scabra* and the black coral *Antipathes pennacea*. *Crustaceana* 69, 545-547.
- **Spotte** S. (1996). Supply of regenerated nitrogen to sea anemones by their symbiotic shrimp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 198, 27-36.
- **Spotte** S. (1997). Sexual and regional variation in the morphology of the spotted anemone shrimp *Periclimenes yucatanicus* (decapoda: Caridea: palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* 17, 389–397.
- **Spotte** S. (1999). Possible synonymy of the Western Atlantic anemone shrimps *Periclimenes pedersoni* and *P. anthophilus* based on morphology. *Bulletin of Marine Science* 65, 407–417.
- **Stachowicz** J. J., Hay M. E. (2000). Geographic Variation in Camouflage Specialization by a Decorator Crab. *The American Naturalist* 156(1), 59-71.
- **Sterrer** W., Schoepfer-Sterrer C. (1986). Marine Fauna and Flora of Bermuda: A Systematic Guide to the Identification of Marine Organisms. *Wiley*, Chichester, 742 pp.
- **Stoddard** P. K., Salazar V. L. (2011). Energetic cost of communication. *Journal of Experimental Biology* 214, 200-205.
- **Stummer** L. A., Weller J. A., Magnus L. Johnson M. L., Côté I. M. (2004). Size and stripes: how fish clients recognize cleaners. *Animal behaviour* 68, 145-150.
- **Thiel** M., Baeza J. A. (2001). Factors affecting the social behavior of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: A modelling approach. *Symbiosis* 30, 163-190.
- **Watson** R. A., Pollack J. B. (1999). How symbiosis can guide evolution. *Proceedings of the 5th European Conference on Advances in Artificial Life (ECAL 1999)*, 29-38.
- **Wicksten** M. (1995). Within-species variation in *Periclimenes yucatanicus* (Ives), with taxonomic remarks on *P. pedersoni* Chace (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103, 458–464.
- **Williams** E. H., Williams L. B. (2000). Experimental refutation of the ease of associate change by the spotted cleaner shrimp, *Periclimenes yucatanicus* (Decapoda,

Palaemonidae), new false-coral associates for the pederson cleaner shrimp, *P. pedersoni*, and general abundance of associations for both shrimps. *Crustaceana* 73, 503-511.

- **Yiwu Z.**, Tande K. S., Meng Z. (2009). Mesoscale physical processes and zooplankton transport-retention in the northern Norwegian shelf region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56(21-22), 1922-1933.

## ANEXOS

### FIGURAS

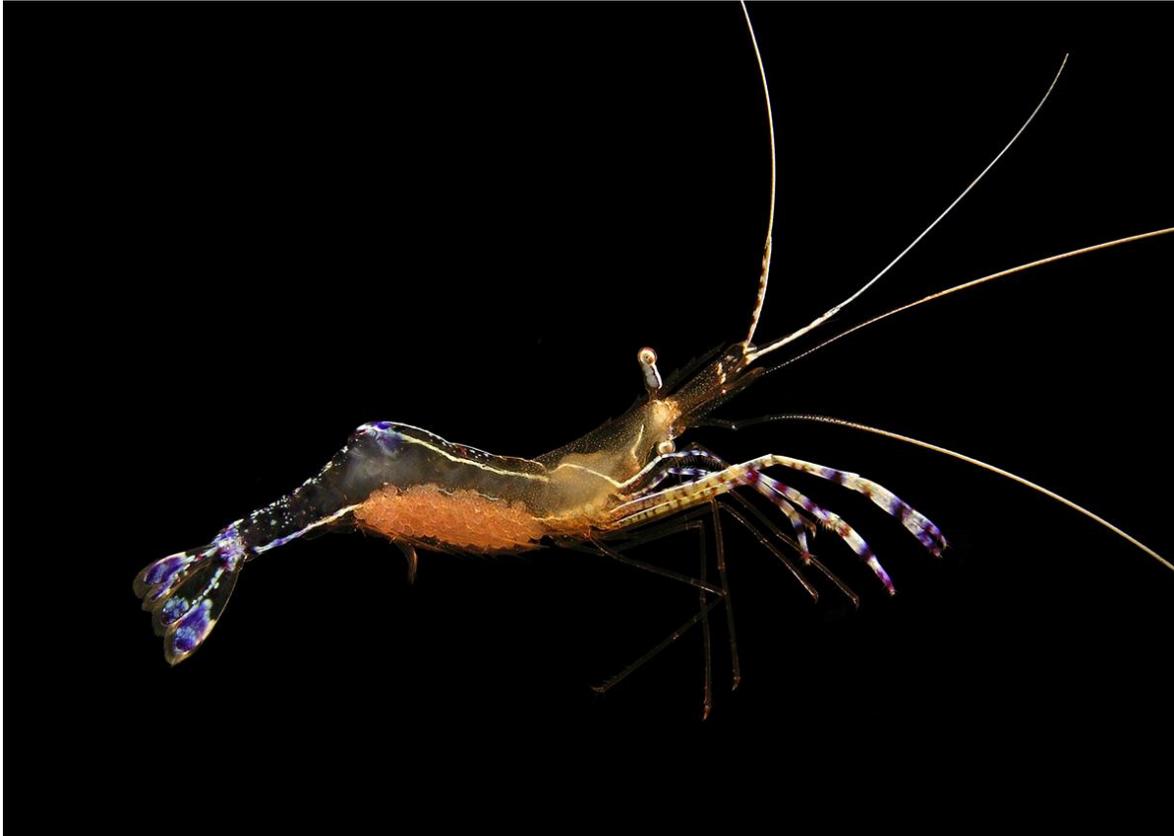


Figura A: Hembra de *P. pedersoni* en estado ovígero (Foto: Arthur Anker).



Figura B: *P. pedersoni* limpiando la branquia de un pez rubia en Punta Allen (Foto: Pedro Westendarp).



Figura C: Detalle de anillos de tentáculos de *B. annulata* (Foto: [http://farm1.static.flickr.com/186/398784258\\_beac5d2d81.jpg](http://farm1.static.flickr.com/186/398784258_beac5d2d81.jpg)).



ISLAS CARIBE



SAN VICENTE

CURACAO



CAICOS OCCIDENTAL

PROVIDENCIALES

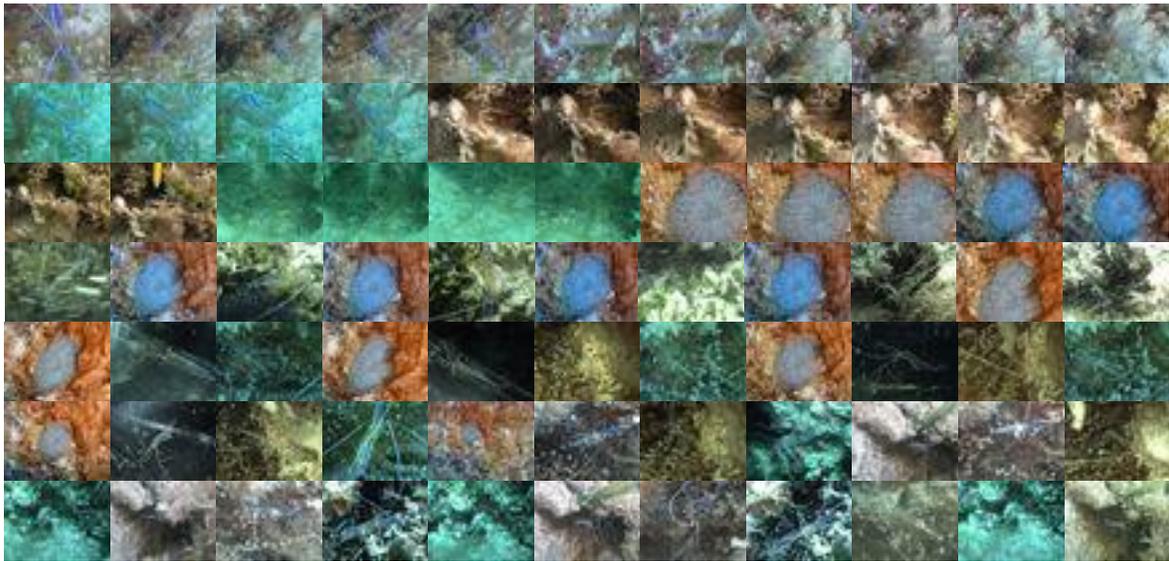
COLOMBIA

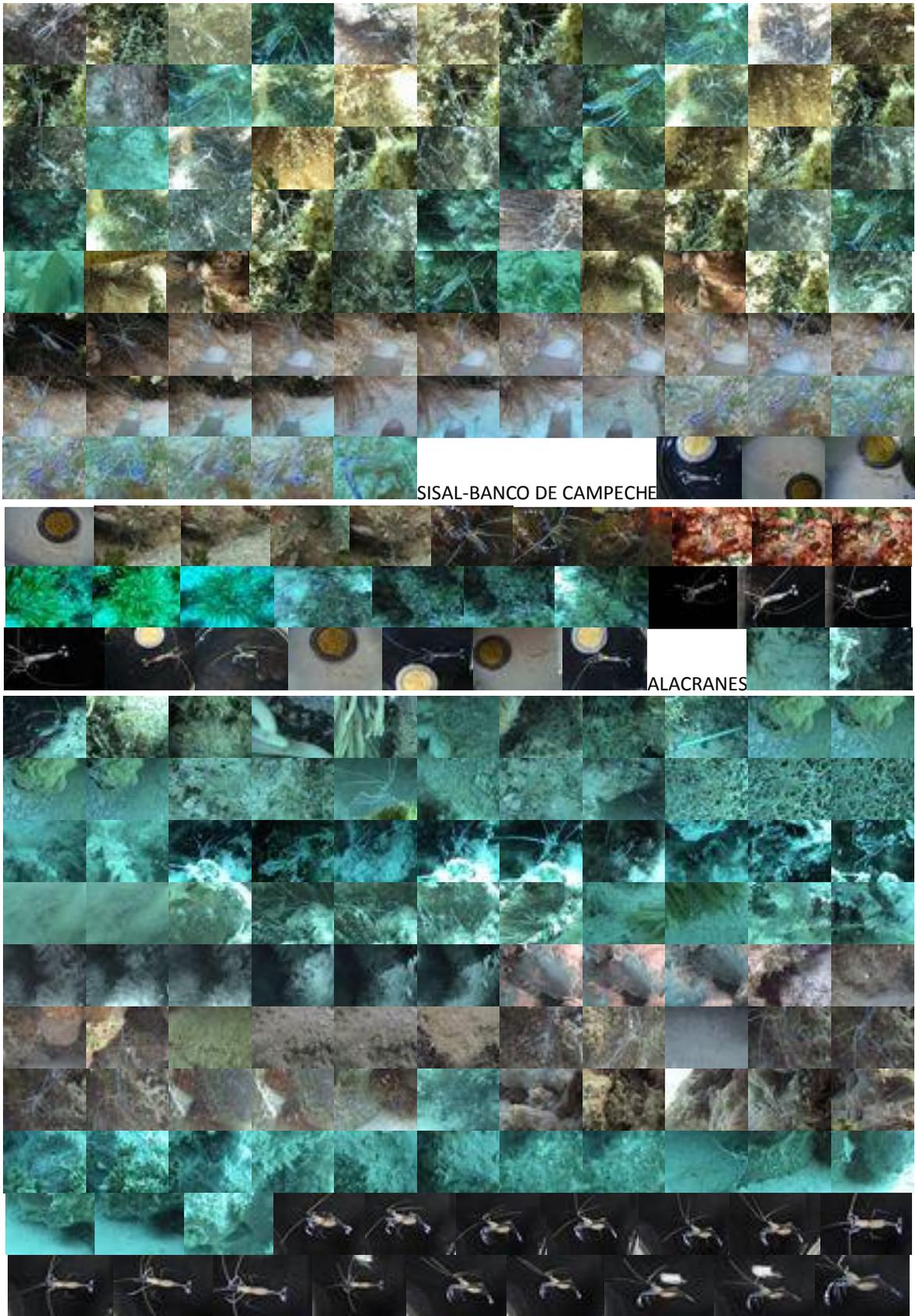


PANAMÁ



CARIBEMEXICANO





SISAL-BANCO DE CAMPECHE

ALACRANES

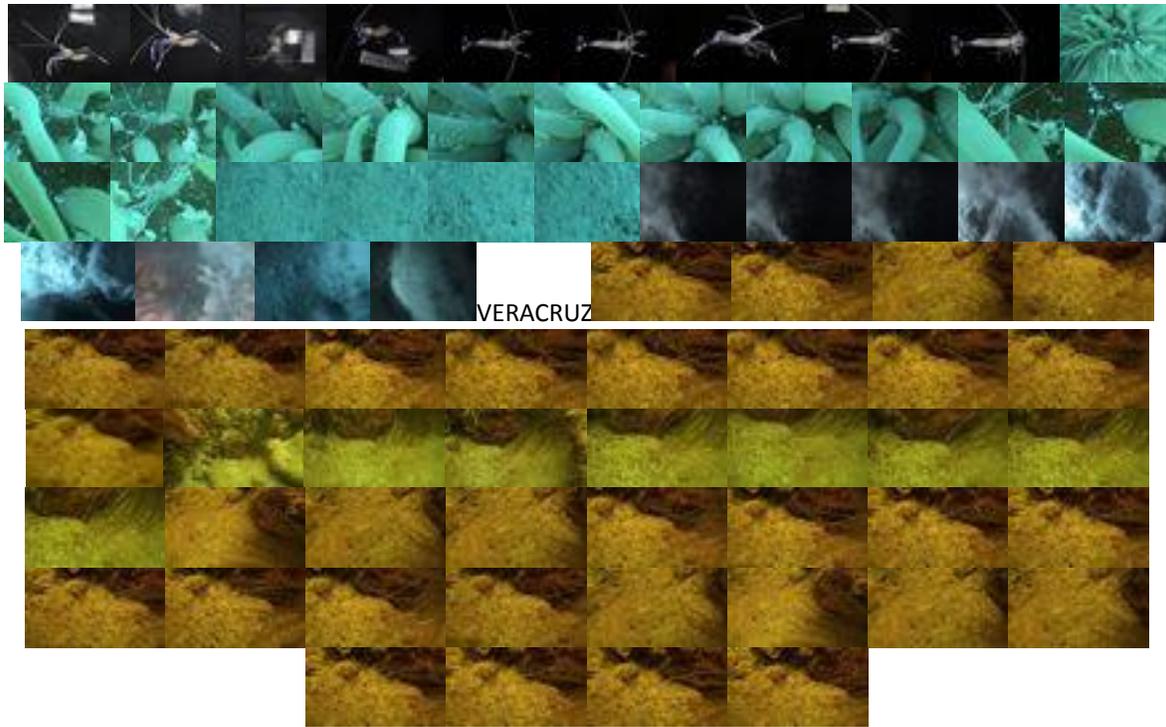


Figura D: Fotografías utilizadas para generar los patrones generales de *P. pedersoni* por zonas geográficas.

## TABLAS

Tabla A: historia taxonómica y posible sinonimia de *P. pedersoni* y *P. anthophilus*.

|                                  |   |
|----------------------------------|---|
| Chace, 1958                      | <p>A new shrimp of the genus <i>Periclimenes</i> from the West Indies</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Descripción de <i>Periclimenes pedersoni</i>.</li> <li>• Holotipo colectado en: New Providence Island, Bahamas (1956).</li> <li>• Paratipos colectados en: New Providence Island, Bahamas (1956, 1957); Nassau Harbor, Bahamas (1956); St. John Island, Islas Vírgenes (1958).</li> <li>• Siempre asociados con <i>Bartholomea annulata</i>.</li> </ul>  |
| Limbaugh et al., 1961            | <p>Shrimps that clean fishes</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Periclimenes pedersoni</i> presenta comportamiento limpiador de peces.</li> <li>• Los camarones realizan movimientos hacia atrás y adelante con sus llamativas antenas, invitando a los peces a acercarse desde su anémona.</li> <li>• Los peces cambian de color, se acercan y extienden las aletas, abren la boca e incluso la cavidad branquial.</li> <li>• Después de remover al camarón, los peces visitan la anémona incluso por semanas.</li> <li>• Las coloraciones llamativas que presentan todos los camarones que se ha observado que son limpiadores, al igual que sus conductas, pueden ser una convergencia evolutiva.</li> </ul>  |
| Holthuis y Eibl-Eibesfeldt, 1964 | <p>A new species of the genus <i>Periclimenes</i> from Bermuda (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae)</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Descripción de <i>Periclimenes anthophilus</i>.</li> <li>• Individuos colectados en Whalebone Bay, Bermudas (1963).</li> <li>• Individuos asociados a <i>Actinia bermudensis</i> y a <i>Condylactis gigantea</i>.</li> <li>• Nunca asociados a <i>Bartholomea annulata</i>.</li> <li>• No presentan comportamiento limpiador.</li> <li>• <i>P. anthophilus</i> provoca contracciones de los tentáculos de la anémona cada vez que camina sobre ella, en especial cuando lleva varios días deshabitada.</li> <li>• El camarón mueve las antenas al ser contactado por un tentáculo superior, provocando que el tentáculo se mueva para otro lado.</li> <li>• Morfológicamente difiere de <i>Periclimenes pedersoni</i>: presenta los quelípedos del segundo par más delgados y alargados, con el carpo casi tan largo como la quela; a diferencia de <i>P. pedersoni</i> que presenta la espina hepática al nivel o detrás del primer diente rostral dorsal, <i>P. anthophilus</i> la presenta entre el primer y el segundo diente rostral.</li> </ul> |
| Mahnken, 1972                    | <p>Observations on cleaner shrimps of the genus <i>Periclimenes</i>. (Results of the Tektite program: ecology of coral reef fishes)</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>Periclimenes pedersoni</i> presenta comportamiento limpiador de peces.</li> <li>• Se encontró invariablemente asociado a <i>Bartholomea annulata</i> (excepto en el oeste de Florida).</li> <li>• Reportado para Bahamas, Islas Vírgenes, Antigua y Florida.</li> </ul>   |

|                           |   |
|---------------------------|---|
| Sargent y Wagenbach, 1975 | <p>Cleaning behavior of the shrimp, <i>Periclimenes anthophilus</i> Holthuis and Eibl-Eibesfeldt (Crustacea: Decapoda: Natantia)</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Aunque Holthuis y Eibl-Eibesfeldt (1964) reportan que no se observó comportamiento limpiador por parte de este camarón, búzidos en la misma zona han reportado que realiza movimientos de antenas y bailes en la anémona parecidos a los de <i>P. pedersoni</i>.</li> <li>• Observaciones filmadas y después analizadas.</li> <li>• En campo, se observó a <i>P. anthophilus</i> limpiando a 10 especies distintas de peces, en un tipo de estaciones de limpieza.</li> <li>• Después de la “danza” y el movimiento de antenas, lo que seguía era que el camarón extendía sus antenas hacia el pez que se acercaba cautelosamente, y lo tocaba repetidamente con ellas. Después de eso, el pez asumía una posición fija y el camarón iniciaba la limpieza. Esto puede indicar un estímulo táctil entre el camarón limpiador y el pez.</li> <li>• La secuencia se daba de la siguiente forma: inicialmente hay un estímulo visual entre ambos, luego un acercamiento por parte del pez, a lo cual el camarón responde con un baile y un movimiento de antenas. Si el baile es antes del acercamiento del pez, éste se aleja. Después de que se acerca el pez, hay un estímulo táctil, ante lo cual el pez asume una pose relajada y el camarón inicia la limpieza.</li> <li>• La pose de relajación dura el triple de tiempo cuando hay un estímulo táctil por parte de las antenas del camarón.</li> <li>• Después, ya sea que el camarón o el pez queden conformes, hay una retirada por parte de ambos.</li> <li>• Este camarón es de hábitos diurnos.</li> </ul> |
| Levine y Blanchard, 1980  | <p>Acclimation of two shrimps of the genus <i>Periclimenes</i> to sea anemones</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Después de un tiempo de aislamiento, <i>P. anthophilus</i> y <i>P. rathbunae</i> pierden la resistencia a ser picados por los nematocistos.</li> <li>• Los camarones sin aclimatar fueron picados por anémonas con y sin camarones huéspedes, y los camarones aclimatados no fueron picados por las anémonas, tuvieran o no otros camarones de huéspedes.</li> <li>• Los camarones sin aclimatar tenían que huir para evitar ser atrapados por la anémona, sin embargo algo de moco quedaba sobre el cuerpo del camarón.</li> <li>• Los camarones pueden ganar resistencia al camuflarse con el moco de la anémona (al tenerlo en su tegumento).</li> <li>• La razón de la preferencia hacia un hospedero puede radicar en el hecho de que el huésped pueda o no adquirir la mucosa de cierta anémona durante la aclimatación.</li> </ul>   |

Ecological distribution, demography and behavioral observations on *Periclimenes anthophilus*, an atypical symbiotic cleaner shrimp

- Este camarón se encuentra agregado en forma aleatoria en el territorio que fue muestreado, ya que su distribución no es uniforme, ni habitan todas las anémonas presentes.
- Aunque se reporta como limpiador, en 40 horas de buceo en este estudio, no se observó dicho comportamiento.
- No hay evidencia de una fuerte estructura social. El tamaño poblacional parece estar limitado fuertemente por eventos estocásticos (éxito en reclutamiento y niveles de depredación) y no regulado por factores intrínsecos (jerarquías o territorialidad).
- Otra evidencia de la fuerte interdependencia entre este camarón y su anémona simbiote, es la “postura de descanso”, en la cual el camarón alinea todos sus apéndices paralelamente a los tentáculos, y se deja llevar en un movimiento de vaivén (aparentemente imita el movimiento de los tentáculos, y permanece así en periodos de descanso).
- Los experimentos en laboratorio estuvieron limitados en la noche, debido a la transparencia del camarón, y ya que Sargent y Wagenbach (1975) lo reportan como una especie con actividad diurna.
- Ningún camarón fue visto fuera de una anémona durante este estudio.
- No hubo diferencia en movimientos dentro de la anémona o en el sustrato circundante que fueran dependientes del tamaño del camarón.
- *P. anthophilus* parece no realizar movimientos en direcciones determinadas dentro de la anémona, ni ocupar lugares definitivos. Además no presentan comportamiento de defensa territorial.
- A diferencia de *P. pedersoni*, que se reporta principalmente en disco oral y tentáculos, *P. anthophilus* se mueve libremente por toda la anémona y en el área del sustrato que alcanzan los tentáculos.
- Dicho uso distinto de otros miembros del género del Caribe hacia la anémona que les sirve de microhábitat, puede deberse al grado de especificidad de hospedero.
- Las agrupaciones de *P. pedersoni* se vuelven de mayor número de individuos mientras aumenta la profundidad, y también coinciden con estaciones de limpieza más populares (para *P. pedersoni* puede ser más importante la limitación de espacio que para *P. anthophilus*).
- Para *P. pedersoni* se reporta una jerarquía dependiente del tamaño de los individuos, con los mayores más cerca del disco bucal y sobre los tentáculos y mejores lugares para tener el primer acceso a peces que requieran limpieza. Los territorios son más agresivamente defendidos cuando hay peces “clientes” presentes.
- *B. annulata* puede facilitar la vigilancia del territorio, ya que presenta tentáculos transparentes y delgados. Además, normalmente se encuentra en huecos, y es de menor tamaño que *C. gigantea*.
- La falta de contraste entre *P. anthophilus* y *C. gigantea* apoya la idea de que el comportamiento limpiador sea mímico. Posiblemente dicha asociación haya evolucionado como un método de reducir depredación del camarón y/o ganar una fuente de alimento al limpiar a la anémona (en observaciones de laboratorio se ve al camarón limpiando el moco de la anémona).

|                     |   |
|---------------------|---|
| Spotte et al., 1991 | <p>Pattern and coloration of <i>Periclimenes rathbunae</i> from the Turks and Caicos Islands, with comments on host associations in other anemone shrimps of the West Indies and Bermuda</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• CITAS: Sargent y Wagenbach (1975) reportan a <i>Periclimenes anthophilus</i> asociado únicamente a <i>Condylactis gigantea</i>. Nizinski (1989) encontró a <i>P. anthophilus</i> en Bermudas asociado únicamente a <i>C. gigantea</i>, a pesar de la presencia de <i>Bartholomea annulata</i>.</li> <li>• Los autores comentan que la distribución de <i>P. anthophilus</i> se encuentra restringida a Bermudas.</li> <li>• <i>P. pedersoni</i> reportado en gran variedad de sitios (aunque no en Bermudas) y amplia variedad de hospederos.</li> </ul>  |
| Crawford, 1992      | <p>Acclimation of the shrimp, <i>Periclimenes anthophilus</i>, to the giant sea anemone, <i>Condylactis gigantea</i></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• El camarón adquiere protección de los tentáculos de la anémona durante la aclimatación.</li> <li>• El camarón se aclimata a la anémona, pero no a la inversa.</li> <li>• El proceso de aclimatación se lleva a cabo en 2 horas con 40 minutos, sin importar el tamaño del camarón o su etapa de muda.</li> <li>• El camarón gradualmente pierde la protección del huésped al ser aislado, y la pierde completamente después de 3 días y 10 horas de aislamiento.</li> <li>• El camarón perdía su aclimatación al ser limpiado su tegumento, lo que sugiere que el mecanismo que previene la descarga de los cnidocistos proviene de secreciones en su epicutícula.</li> <li>• Cada vez que un camarón sin aclimatar se acercaba a una anémona (normalmente para cortar un poco de moco y esparcirlo sobre su superficie), recibía una descarga de entre cientos y miles de nematocistos al ser rodeado por un tentáculo, que quedaban adheridos al tegumento (visto en micrografía electrónica). Después, los camarones se dedicaban a limpiar los abultamientos de moco para así retirar los nematocistos.</li> <li>• La anémona significa protección contra depredadores para el camarón, por lo cual nunca se le ve muy alejado de ella en la naturaleza.</li> <li>• La protección puede darse por medio de camuflaje por parte del camarón al embarrarse de moco de la anémona, que el camarón genere sustancias químicas que eviten la descarga de los cnidocistos, o una combinación de ambas.</li> </ul> |
| Wicksten, 1995      | <p>Within-species variation in <i>Periclimenes yucatanicus</i> (Ives), with taxonomic remarks on <i>P. pedersoni</i> Chace (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae)</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Revisión de taxonomía y previos estudios morfológicos. Principalmente Chace (1972): “Las únicas diferencias entre <i>P. pedersoni</i> y <i>P. anthophilus</i> radican en que tienen diferentes hábitats (hospederos principalmente) y una diferencia en proporciones del carpo del segundo pereiópodo mayor”.</li> <li>• Sin embargo, las proporciones del carpo del segundo pereiópodo son muy variables dentro del género <i>Periclimenes</i>. Pueden variar entre sexos y con la edad.</li> <li>• Cita la tabla de asociaciones de Spotte et al. (1991), en que se reportan <i>P. pedersoni</i> y <i>P. anthophilus</i> tanto en <i>Condylactis gigantea</i> como en <i>Bartholomea annulata</i>, aunque la cita es dudosa.</li> <li>• A falta de evidencia adicional en cuanto a diferencias de coloraciones, hábitos de conducta o características morfológicas, se debe considerar a <i>P. anthophilus</i> un sinónimo de <i>P. pedersoni</i>.</li> </ul>  |

|                            |   |
|----------------------------|---|
| Spotte, 1999               | <p>Possible synonymy of the western atlantic anemone shrimps <i>Periclimenes pedersoni</i> and <i>P. anthophilus</i> based on morphology</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Análisis morfológico de individuos de Bermudas y Bahamas, colectados en las locaciones tipo (50 de cada una, con 60 posibles variables).</li> <li>• Para cada camarón utilizó 74 variables continuas y 13 discretas (tabla en el PDF).</li> <li>• Los individuos de <i>P. pedersoni</i> colectados en Bahamas se tomaron tanto de <i>Bartholomea annulata</i> como de <i>Lima scabra</i>, argumentando su homogeneidad taxonómica a lo largo de su rango de distribución.</li> <li>• Principalmente, no encontró pruebas de diferencia entre las dos especies en el segundo pereiópodo, aunque encontró que la posición de la espina hepática con respecto al primer diente rostral es una característica de dimorfismo sexual en <i>P. pedersoni</i>, pero no en <i>P. anthophilus</i> (y posibles diferencias en 4 variables continuas y 5 discretas – tablas 2 y 3).</li> <li>• El cambio de <i>P. anthophilus</i> a un huésped exclusivo (<i>Condylactis gigantea</i>) puede ser causa de una divergencia ecológica, y no necesariamente significa que haya ocurrido especiación.</li> <li>• Ambas especies de camarones pueden presentar diferencias interespecíficas de coloración, como bandas en las antenas e intensidad de tonos.</li> <li>• Se debería considerar a <i>P. anthophilus</i> un sinónimo de <i>P. pedersoni</i>.</li> </ul> |
| Williams y Williams, 2000  | <p>Experimental refutation of the ease of associate change by the spotted cleaner shrimp, <i>Periclimenes yucatanicus</i> (Decapoda, Palaemonidae), new false-coral associates for the pederson cleaner shrimp, <i>P. pedersoni</i>, and general abundance of associations for both shrimps.</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• La facilidad en el cambio de hospederos que se llega a presentar en acuarios no aplica para condiciones de campo. Los camarones limpiadores deben iniciar sus asociaciones en las primeras etapas de desarrollo.</li> <li>• Los individuos, por pequeños que fueran, al querer ser transportados a otro hospedero, se alejaban de él rápidamente.</li> <li>• Aunque Spotte (1998) sugiere que <i>P. pedersoni</i> demuestra comportamiento limpiador aparente, pero no quita parásitos de los peces, los autores reportan que este camarón removió parásitos de peces experimentalmente infectados, así como en el campo.</li> </ul>  |
| Silbiger y Childress, 2008 | <p>Interspecific variation in anemone shrimp distribution and host selection in the Florida Keys (USA): implications for marine conservation</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• En pruebas dicotómicas donde <i>Periclimenes pedersoni</i> fue sujeto a elegir entre <i>Condylactis gigantea</i> y <i>Bartholomea annulata</i>, cada individuo escogió la especie de anémona a la cual se encontraba asociado al momento de la colecta.</li> <li>• <i>P. pedersoni</i> parece no tener especificidad hacia un único hospedero. Aparentemente retiene su selección inicial.</li> <li>• Se tiene como conclusión que la elección de hospedero se da debido a su abundancia y disponibilidad de éstos, y por la “preferencia” de cada individuo</li> <li>• NOTA: Para <i>P. anthophilus</i> se reporta una asociación exclusiva con <i>C. gigantea</i> aún cuando se encontraban en la zona varias <i>B. annulata</i> (Nizinski, 1989).</li> </ul>   |

|                     |  |
|---------------------|--|
| Okuno y Bruce, 2010 | <p>Designation of <i>Ancylomenes</i> gen. nov., for the '<i>Periclimenes aesopius</i> species group' (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), with the description of a new species and a checklist of congeneric species</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Estudios taxonómicos de la subfamilia Pontoniinae se propusieron en 1993 y 1994. Específicamente para el Indo-Pacífico en 1994 (Bruce 1994).</li> <li>• Se consideraba al género <i>Periclimenes</i> como el mayor de Pontoniinae, con 140 especies en ese momento.</li> <li>• En 1994 Bruce sugirió que <i>Periclimenes</i> podía ser de origen polifilético, por la distinción que se podía hacer entre distintos grupos dentro del género.</li> <li>• Desde el 2004, varias especies de <i>Periclimenes</i> han sido removidas, se han creado 8 nuevos géneros y reconstruido 4.</li> <li>• Dentro de dicho género, el grupo de especies <i>Periclimenes aesopius</i>, dentro del cual se encuentran <i>P. pedersoni</i> y <i>P. anthophilus</i> (además de otras 12 especies), presenta características morfológicas que se encuentran ausentes en otras especies del género (y de hecho en todas las especies de Pontoniinae):</li> <li>• Ángulo infraorbital reflejado en caparazón, proceso interocular en el somite oftálmico, y proceso angular en el margen dorsal del basicerito de la antena.</li> <li>• Por las anteriores diferencias, el grupo <i>Periclimenes aesopius</i> subió a categoría de género, con el nombre de <i>Ancylomenes</i>.</li> <li>• La clave dicotómica para el nuevo género <i>Ancylomenes</i> sigue considerando a <i>P. pedersoni</i> y <i>P. anthophilus</i> como distintas especies, basándose en diferencias en el segundo pereiópodo.</li> <li>• Wicksten (1995) y Spotte (1999) sugirieron que <i>P. anthophilus</i> debe ser visto como un sinónimo de <i>P. pedersoni</i>. Como señalaron Holthuis y Eibl-Eibesfeldt (1964), los autores de este artículo consideran que las dos especies deben separarse por la forma del segundo pereiópodo. En <i>A. pedersoni</i> comb. nov., los dedos son delgados y se afilan gradualmente en forma distal, mientras el dactilo del segundo pereiópodo mayor en <i>A. anthophilus</i> comb. nov. es comprimido, y su superficie dorsal es aplanada.</li> </ul> |
|---------------------|--|

Tabla B: Características de las fotografías de los individuos utilizados en la generación de patrones de coloración (IND. = número de individuo; T. = tamaño; B. A. = bandas en las antenas; Q. P. P. = quinto par de pereiópodos pigmentados; O. U. = ocelos en los urópodos; P. P. = patrón de pigmentación; C. R. = condición reproductiva)

| IND. | ZONA GEOGRÁFICA   | LOCALIDAD           | T. | B. A. | Q. P. P. | O. U. | P. P. | C. R. | HOSPEDERO                   | FOTO(S) | AUTOR          |
|------|-------------------|---------------------|----|-------|----------|-------|-------|-------|-----------------------------|---------|----------------|
| 001  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 1       | Alí Espinosa   |
| 002  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 2       | Alí Espinosa   |
| 003  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 3,4     | Alí Espinosa   |
| 004  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 5       | Alí Espinosa   |
| 005  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 6,7     | Alí Espinosa   |
| 006  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 8       | Alí Espinosa   |
| 007  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 3  | 0     | 1        | 1     | 1     | 1     | No disponible               | 9,10    | Alí Espinosa   |
| 008  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | No disponible               | 11 a 14 | Magaly Roldán  |
| 009  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | <i>Bartholomea annulata</i> | 15 a 18 | Alí Espinosa   |
| 010  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2  | 0     | 1        | 1     | 1     | 0     | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20   | Salvador Zarco |
| 011  | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 1  | 1     | 1        | 1     | 1     | 0     | <i>Condylactis</i>          | 19,20   | Salvador Zarco |

|     |                   |                     |   |   |   |   |   |   |                             |           |                 |
|-----|-------------------|---------------------|---|---|---|---|---|---|-----------------------------|-----------|-----------------|
|     | Campeche          | Madagascar          |   |   |   |   |   |   | <i>gigantea</i>             |           |                 |
| 012 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 013 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 014 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 015 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 016 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 017 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 018 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 19,20     | Salvador Zarco  |
| 019 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 020 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 021 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 022 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 023 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 024 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 21        | Salvador Zarco  |
| 025 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 22 a 24   | Manuel Oseguera |
| 026 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 3 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 25 a 27   | Manuel Oseguera |
| 027 | Banco de Campeche | Arrecife Madagascar | 1 | 1 | 1 |   | 1 | 0 | No disponible               | 28 a 31   | Manuel Oseguera |
| 028 | Caribe mexicano   | Isla Contoy         | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 1a,9a     | Alí Espinosa    |
| 029 | Caribe mexicano   | Isla Contoy         | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 2a,8a     | Alí Espinosa    |
| 030 | Caribe mexicano   | Isla Contoy         | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 3a a 12a  | Alí Espinosa    |
| 031 | Caribe mexicano   | Mahahual            | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 1b a 11b  | Alí Espinosa    |
| 032 | Caribe mexicano   | Mahahual            | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 12b,13b   | Alí Espinosa    |
| 033 | Caribe mexicano   | Mahahual            | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 14b a 18b | Alí Espinosa    |
| 034 | Caribe mexicano   | Puerto Morelos      | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 1c,2c     | Manuel Oseguera |
| 035 | Caribe mexicano   | Punta Allen         | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 1d a 4d   | Alí Espinosa    |
| 036 | Caribe mexicano   | Punta Allen         | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 5d a 15d  | Alí Espinosa    |
| 037 | Caribe mexicano   | Punta Allen         | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 16d a 19d | Alí Espinosa    |
| 038 | Caribe mexicano   | Punta Allen         | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 20d,21d   | Alí Espinosa    |
| 039 | Caribe mexicano   | Punta Allen         | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | No disponible               | 22d a 25d | Alí Espinosa    |
| 040 | Caribe mexicano   | Tulum               | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 3e a 7e   | Manuel Oseguera |
| 041 | Caribe mexicano   | Tulum               | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 3e a 14e  | Manuel Oseguera |
| 042 | Caribe mexicano   | Tulum               | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | <i>Ricordea florida</i>     | 15e a 29e | Manuel Oseguera |
| 043 | Caribe mexicano   | Tulum               | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i> | 30e a 33e | Manuel Oseguera |

|     |                       |                |   |   |   |   |   |   |                               |                     |                  |
|-----|-----------------------|----------------|---|---|---|---|---|---|-------------------------------|---------------------|------------------|
| 044 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 34e a 42e           | Manuel Oseguera  |
| 045 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 43e a 46e           | Manuel Oseguera  |
| 046 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 47e a 50e           | Manuel Oseguera  |
| 047 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 47e a 71e           | Manuel Oseguera  |
| 048 | Caribe mexicano       | Tulum          | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 72e a 74e,76e a 78e | Manuel Oseguera  |
| 049 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 72e a 88e           | Manuel Oseguera  |
| 050 | Caribe mexicano       | Tulum          | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 89e,90e             | Manuel Oseguera  |
| 051 | Caribe mexicano       | Xcalak         | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 1f,2f,7f a 10f,15f  | Alí Espinosa     |
| 052 | Caribe mexicano       | Xcalak         | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 3f a 6f             | Alí Espinosa     |
| 053 | Caribe mexicano       | Xcalak         | 2 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 14f                 | Alí Espinosa     |
| 054 | Caribe mexicano       | Xcalak         | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 16f a 18f           | Alí Espinosa     |
| 055 | Colombia              | Sta. Martha    | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Discosoma sanctithomae</i> | 1g, 2g              | Sven Zea         |
| 056 | Colombia              | Sta. Martha    | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Discosoma sanctithomae</i> | 1g a 3g             | Sven Zea         |
| 057 | Colombia              | Sta. Martha    | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Discosoma sanctithomae</i> | 1g a 3g             | Sven Zea         |
| 058 | Colombia              | Sta. Martha    | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Discosoma sanctithomae</i> | 1g a 3g             | Sven Zea         |
| 059 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 | 1 | 3 |   | No disponible                 | 2h                  | Alain Goyeau     |
| 060 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 | 1 | 3 |   | No disponible                 | 3h                  | Alain Goyeau     |
| 061 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 | 1 | 3 |   | No disponible                 | 5h                  | Alain Goyeau     |
| 062 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 6h                  | Alain Goyeau     |
| 063 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 1i                  | Patrick Thomas   |
| 064 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | No disponible                 | 1j                  | Vincent Maran    |
| 065 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | No disponible                 | 1j                  | Vincent Maran    |
| 066 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 2j                  | Vincent Maran    |
| 067 | Guadalupe y Martinica | Guadalupe      | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Bartholomea annulata</i>   | 3j                  | Vincent Maran    |
| 068 | Guadalupe y Martinica | Martinica      | 3 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | <i>Condylactis gigantea</i>   | 1k                  | Anne Prouzet     |
| 069 | Guadalupe y Martinica | Martinica      | 2 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i>   | 1k                  | Anne Prouzet     |
| 070 | Guadalupe y Martinica | Martinica      | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | No disponible                 | 1l                  | Véronique Lamare |
| 071 | Guadalupe y Martinica | Martinica      | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Ragactis lucida</i>        | 2l                  | Véronique Lamare |
| 072 | Guadalupe y Martinica | Martinica      | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Condylactis gigantea</i>   | 3l                  | Véronique Lamare |
| 073 | Panamá                | Bocas del Toro | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible                 | NS_037_1 a NS_037_7 | Nuno Simões      |
| 074 | Panamá                | Bocas del Toro | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible                 | NS_038_1 a NS_038_6 | Nuno Simões      |
| 075 | Panamá                | Bocas del Toro | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible                 | NS_039_1 a NS_039_9 | Nuno Simões      |

|     |                    |                         |   |   |   |   |   |   |                             |                              |                 |
|-----|--------------------|-------------------------|---|---|---|---|---|---|-----------------------------|------------------------------|-----------------|
| 076 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_042_1 a<br>NS_042_4       | Nuno Simões     |
| 077 | Panamá             | Bocas del Toro          | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | No disponible               | NS_043_1 a<br>NS_043_5       | Nuno Simões     |
| 078 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_044_1 a<br>NS_044_7       | Nuno Simões     |
| 079 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | No disponible               | NS_045_1 a<br>NS_045_8       | Nuno Simões     |
| 080 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_047_1 a<br>NS_047_4       | Nuno Simões     |
| 081 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_048_1 a<br>NS_048_5       | Nuno Simões     |
| 082 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_049_1 a<br>NS_049_4       | Nuno Simões     |
| 083 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_050_1 a<br>NS_050_6       | Nuno Simões     |
| 084 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | No disponible               | NS_051_1 a<br>NS_051_8       | Nuno Simões     |
| 085 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | No disponible               | NS_052_1 a<br>NS_052_3       | Nuno Simões     |
| 086 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_054_1 a<br>NS_054_6       | Nuno Simões     |
| 087 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_055_1 a<br>NS_055_8       | Nuno Simões     |
| 088 | Panamá             | Bocas del Toro          | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_056_1 a<br>NS_056_7       | Nuno Simões     |
| 089 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | No disponible               | NS_057_1 a<br>NS_057_12      | Nuno Simões     |
| 090 | Panamá             | Bocas del Toro          | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | No disponible               | NS_058_1 a<br>NS_058_14      | Nuno Simões     |
| 091 | Panamá             | Bocas del Toro          | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_059_1 a<br>NS_059_8       | Nuno Simões     |
| 092 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | No disponible               | NS_060_1 a<br>NS_060_9       | Nuno Simões     |
| 093 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | No disponible               | NS_061_1 a<br>NS_061_7       | Nuno Simões     |
| 094 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_062_1 a<br>NS_062_7       | Nuno Simões     |
| 095 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | No disponible               | NS_063_1 a<br>NS_063_5       | Nuno Simões     |
| 096 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | No disponible               | NS_064_1 a<br>NS_064_10      | Nuno Simões     |
| 097 | Panamá             | Bocas del Toro          | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | No disponible               | NS_065_1 a<br>NS_065_10      | Nuno Simões     |
| 098 | Panamá             | Bocas del Toro          | 3 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | No disponible               | NS_066_1 a<br>NS_066_13      | Nuno Simões     |
| 099 | Golfo de México    | Veracruz                | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 1m a 53m                     | José Luis Tello |
| 100 | St. Vincent        |                         | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 1n                           | Tom Doepner     |
| 101 | St. Vincent        |                         | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 2n                           | Tom Doepner     |
| 102 | St. Vincent        |                         | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Condylactis gigantea</i> | 3n                           | Tom Doepner     |
| 103 | Providenciales     | Eel Garden              | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 1o - Eel Garden              | Tom Doepner     |
| 104 | Providenciales     | The Dome                | 3 | 0 | 0 |   | 3 | 1 | <i>Condylactis gigantea</i> | 2o - The Dome, 3o - The Dome | Tom Doepner     |
| 105 | West Caicos        | Black Forest            | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | <i>Condylactis gigantea</i> | 1p - Black Forest            | Tom Doepner     |
| 106 | Curacao            | Kura Hulanda House Reef | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | <i>Ragactis lucida</i>      | 1q - Kura Hulanda House Reef | Tom Doepner     |
| 107 | Arrecife Alacranes | Isla Pérez              | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea annulata</i> | 1r a 5r                      | Daniel Santana  |

|     |                       |            |   |   |   |   |   |   |                                 |                   |                |
|-----|-----------------------|------------|---|---|---|---|---|---|---------------------------------|-------------------|----------------|
| 108 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 6r a 25r          | Daniel Santana |
| 109 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 31r a 33r         | Alí Espinosa   |
| 110 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 34r a 36r         | Alí Espinosa   |
| 111 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 37r               | Alí Espinosa   |
| 112 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 38r a 40r         | Alí Espinosa   |
| 113 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 41r               | Alí Espinosa   |
| 114 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Ragactis lucida</i>          | 42r               | Alí Espinosa   |
| 115 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Ragactis lucida</i>          | 43r               | Alí Espinosa   |
| 116 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Ragactis lucida</i>          | 44r               | Alí Espinosa   |
| 117 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 46r, 49r a<br>52r | Alí Espinosa   |
| 118 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 53r               | Alí Espinosa   |
| 119 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 54r               | Alí Espinosa   |
| 120 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 |   | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 55r               | Alí Espinosa   |
| 121 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 56r a 58r         | Alí Espinosa   |
| 122 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 59r               | Alí Espinosa   |
| 123 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 59r               | Alí Espinosa   |
| 124 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Ragactis lucida</i>          | 60r               | Alí Espinosa   |
| 125 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 62r               | Alí Espinosa   |
| 126 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 64r a 66r         | Alí Espinosa   |
| 127 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Condylactis<br/>gigantea</i> | 76r, 76r          | Alí Espinosa   |
| 128 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 |   | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 77r a 80r         | Alí Espinosa   |
| 129 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 77r, 78r,<br>81r  | Alí Espinosa   |
| 130 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 82r, 83r          | Alí Espinosa   |
| 131 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 |   | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 84r               | Alí Espinosa   |
| 132 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 85r               | Alí Espinosa   |
| 133 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 86r               | Alí Espinosa   |
| 134 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 87r a 90r,<br>92r | Alí Espinosa   |
| 135 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 91r               | Alí Espinosa   |
| 136 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 95r a 97r         | Alí Espinosa   |
| 137 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 99r               | Alí Espinosa   |
| 138 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 100r              | Alí Espinosa   |
| 139 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 101r              | Alí Espinosa   |
| 140 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 102r              | Alí Espinosa   |

|     |                       |                    |   |   |   |   |   |   |                                 |                                |              |
|-----|-----------------------|--------------------|---|---|---|---|---|---|---------------------------------|--------------------------------|--------------|
| 141 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 3 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 103r                           | Alí Espinosa |
| 142 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 104r a 107r                    | Alí Espinosa |
| 143 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Ragactis lucida</i>          | 111r                           | Alí Espinosa |
| 144 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 113r a 115r                    | Alí Espinosa |
| 145 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 116r                           | Alí Espinosa |
| 146 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Bartholomea<br/>annulata</i> | 118r                           | Alí Espinosa |
| 147 | Arrecife<br>Alacranes | Isla Pérez         | 1 | 1 |   | 1 | 1 | 0 | <i>Lima scabra</i>              | 119r a 127r                    | Alí Espinosa |
| 148 | Arrecife<br>Alacranes | Isla<br>Desterrada | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Condylactis<br/>gigantea</i> | 128r a 131r                    | Alí Espinosa |
| 149 | Arrecife<br>Alacranes | Isla<br>Desterrada | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | <i>Condylactis<br/>gigantea</i> | 132r a<br>135r, 143r<br>a 145r | Alí Espinosa |
| 150 | Arrecife<br>Alacranes | Isla<br>Desterrada | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | <i>Condylactis<br/>gigantea</i> | 136r a 142r                    | Alí Espinosa |

Tabla C: Ejemplo de tabla para toma de datos en Alacranes.

| SITIO | FECHA<br>Y<br>HORA | NUMERO INDIVIDUOS,<br>TAMAÑO, <b>HEMBRA OV.</b><br>(POS. HOSP.) |  |  | DISTANCIA DEL<br>HOSPEDERO (cm)<br><b>(HEMBRA OV.)</b> |  |  | HOSPEDERO | PROF.(m) | SUSTRATO | COMP. LIMP.<br><b>(HEMBRA<br/>OV.)</b> |
|-------|--------------------|---|--|--|--|--|--|-----------|----------|----------|--|
| 1     |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
| 2     |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
| 3     |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |
|       |                    |   |  |  |  |  |  |           |          |          |  |