



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**HABILIDAD DE COMBATE EN CANGREJOS
ERMITAÑOS Y SU RELACIÓN CON EL USO DE
CONCHAS ROTAS EN EL CAMPO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

LESLIE NAYELI CID GONZÁLEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
KARLA KRUESI CORTÉS**

2012



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.

Hoja de datos del jurado

1.- Datos del alumno

Cid

González

Leslie Nayeli

5535565958

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303337708

2.- Datos del Tutor

Biól.

Karla

Kruesi

Cortés

3.- Datos del sinodal 1

Dr.

Fernando

Álvarez

Noguera

4.-Datos del sinodal 2

Dr.

Carlos Rafael

Cordero

Macedo

5.-Datos del sinodal 3

Dra.

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

6.-Datos del sinodal 4

Dr.

Alejandro

Córdoba

Aguilar

7. Datos del trabajo escrito

Habilidad de combate en cangrejos ermitaños y su relación con el uso de conchas rotas en el campo

2012

40 pp.

*Este trabajo es para y por ustedes mi motor
Magdalena González y Jesús Cid.*

*La posibilidad de realizar un sueño es lo que hace
que la vida sea interesante.*

Paulo Coelho

CONTENIDO

RESUMEN

INTRODUCCIÓN	1
Generalidades del cangrejo ermitaño	2
Encuentros agonísticos	5
OBJETIVOS	8
Objetivo general	8
Objetivos particulares	8
MATERIAL Y MÉTODO	9
Área de estudio	9
Métodos de colecta y mantenimiento de organismos	10
Determinación del sexo y registro merístico	12
Criterios de formación de parejas para el combate	13
Pruebas preliminares	14
Diseño experimental	14
Asignación del valor del recurso	14
Descripción y operación del sistema experimental	16
Registro de conductas agonísticas	18
Análisis de datos	19
RESULTADOS	22
DISCUSIÓN	29
LITERATURA CITADA	36

RESUMEN

La concha de gasterópodo es un recurso vital para los cangrejos ermitaños ya que está estrechamente relacionada con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. Éstos necesitan encontrar frecuentemente conchas nuevas que les permitan desarrollarse de manera adecuada en su ambiente. Cuando este recurso es limitado en el ambiente, una manera de obtenerlo es a través de encuentros agonísticos intra-específicos. En algunos animales se ha reportado que la habilidad competitiva para la obtención de recursos se relaciona de manera positiva con la tasa metabólica estándar de los organismos. En cangrejos ermitaños no se ha estimado esta relación, sin embargo se sabe que el uso de conchas rotas, que es frecuente en ambientes donde este recurso es limitado, deprime metabólicamente a los individuos que las ocupan.

En este trabajo se evaluó la habilidad competitiva de *Calcinus californiensis* a través de la estimación de conductas agonísticas durante combates simétricos comparándola entre cangrejos que ocupaban conchas rotas en su ambiente natural con los que ocupaban conchas intactas. La hipótesis de este estudio predice que los cangrejos que ocupaban las conchas intactas desempeñarían un mejor papel en el ataque y adquisición de un recurso de mayor valor durante el combate, ya que estudios anteriores han mostrado que éstos tienen una tasa metabólica estándar mayor que los cangrejos que portan conchas rotas.

Durante el estudio se formaron 86 parejas de cangrejos de talla corporal y tamaño de quela similares, se asignó a los cangrejos de cada pareja su rol en el combate dándoles conchas del mismo tipo pero con distinto valor. Al defensor se le asignó una concha de talla adecuada con respecto a su peso y al atacante otra, pero de talla ajustada. Se organizaron dos grupos experimentales, de manera que tanto los cangrejos que originalmente ocupaban conchas rotas como intactas en su medio natural fueran evaluados en ambos roles de combate (atacante y defensor). En cada encuentro se registraron las conductas agonísticas, el éxito de obtención del recurso y se grabaron los sonidos de los golpes emitidos por las parejas en combate.

Los resultados mostraron que los cangrejos que portaban conchas rotas en su medio natural fueron mejores defensores y más agresivos atacantes, mostrando además un mayor éxito (intercambio de concha) en combates simétricos. Estos resultados sugieren que a pesar de padecer una desventaja metabólica, la habilidad competitiva para la obtención de conchas a través del combate de los cangrejos que portaban conchas rotas en su ambiente natural puede deberse a que tenían una mayor "motivación". De esta manera, la motivación para obtener o retener un recurso de mayor valor podría estar relacionada con la experiencia previa inmediata de la utilización de conchas de gasterópodo en el ambiente.

INTRODUCCIÓN

La competencia por los recursos es común en la naturaleza (Huntingford y Turner, 1987); compiten principalmente por el alimento (Blanckenhorn, 1991), el acceso a parejas reproductivas (West et al., 2001), sitios para la oviposición (Moore y Greef, 2003) y refugios (Kemp y Alcock, 2003). El éxito en la obtención de recursos depende de la habilidad competitiva de los organismos, que se relaciona con características físicas y/o fisiológicas de cada individuo (Bell, 1991; Tricarico y Gherardi, 2007). Los animales han desarrollado tácticas que utilizan para incrementar la posibilidad de éxito en la obtención de recursos debido a que la adecuación de cada individuo está relacionada con los beneficios de obtenerlos (Yasuda et al., 2012). Generalmente, los competidores llevan a cabo un arreglo de despliegues evitando iniciar el combate directo ya que son energéticamente menos costosos (Barlow, 1974). Sin embargo, el combate intra-específico es una actividad frecuente cuando la disponibilidad de los recursos en el ambiente es escasa y la competencia por ellos aumenta (Moore et al., 2008). Por ejemplo, los cangrejos ermitaños realizan evaluaciones del oponente y del valor del recurso antes y durante un encuentro agonístico, que involucra un combate directo por el acceso a la concha (refugio) que ocupa el oponente (Elwood y Neil, 1992).

Obtener recursos óptimos para un organismo significa muchas veces tener ventajas tan importantes como incrementar la probabilidad de sobrevivir, crecer y reproducirse, incrementando así su adecuación en un ambiente determinado (Elwood y Neil, 1992). En un ambiente tan desafiante como el intermareal rocoso, los cangrejos ermitaños que portan conchas no óptimas viven en malas condiciones, disminuyendo también su habilidad competitiva en la obtención de nuevos refugios (Briffa et al., 2002).

El ambiente intermareal rocoso es un medio dinámico que se caracteriza por presentar fuerzas hidrodinámicas de gran complejidad. Este tipo de sistemas presenta una amplia variación temporal de parámetros fisicoquímicos como la salinidad, el pH, la temperatura y el oxígeno disuelto (Meadows y Campbell, 1988; Horn et al., 1990). La combinación de dos o más de estos

factores físicos pueden causar cambios rápidos y radicales en el ambiente (Horn et al., 1990; Foster et al., 1991; Ríos, 2003). Es considerado un ecosistema con una importante biodiversidad de autótrofos y heterótrofos. Sin embargo, es también uno de los ambientes más estresantes, ya que los organismos que viven allí (algas, equinodermos, moluscos, crustáceos, peces, entre otros) se encuentran sujetos a diferentes presiones abióticas y bióticas, entre ellas la acción mecánica de las olas, la desecación, variaciones de temperatura, y la presencia de depredadores (Abrams, 1981). En general, los organismos que habitan la zona intermareal se han adaptado para sobrevivir bajo condiciones extremas e inestables, aunque es un ambiente relativamente rico en nutrientes (Reese, 1969; Bertness 1981c). Estas variaciones son sumamente importantes para explicar procesos de evolución relacionados con las estructuras corporales, adaptaciones fisiológicas y estrategias de vida que los organismos han desarrollado para colonizar este tipo de ambiente (Denny, 2006).

Donde existen estas condiciones de vida, la obtención de recursos como los refugios, puede ser un factor de gran importancia, que permita a los organismos disminuir el constante estrés generado por el ambiente, de manera que la competencia por este recurso es intensa. Nuestro grupo de estudio son los cangrejos ermitaños ya que usan conchas de gasterópodos que les proveen de un micro-hábitat que les permite soportar el estrés del ambiente intermareal rocoso. Esta relación cangrejo-concha ha sido de gran interés ya que afecta diversos aspectos de la historia de vida de estos organismos (Elwood y Neil, 1992) y obtener la concha de características adecuadas para un ambiente como el intermareal rocoso, puede ser de suma importancia.

Generalidades del cangrejo ermitaño

Los cangrejos ermitaños son un grupo de crustáceos que pertenecen a la clase Malacostraca, orden Decapoda e infraorden Anomura; se caracterizan por no tener un cuerpo totalmente calcificado como los cangrejos verdaderos, su abdomen es blando y asimétrico (Figura 1). Para proteger su abdomen ocupan objetos huecos como esponjas, tubos de poliquetos y de vermétidos, cavidades en el coral y con mayor frecuencia usan conchas de

gasterópodos vacías (Hazlett, 1981b; Elwood y Neil, 1992). El primer registro fósil de estos organismos aparece en el Jurásico inferior (aproximadamente 190 millones de años). Este indica que los animales ya contaban con un cuerpo asimétrico (Reese, 1983; Elwood y Neil, 1992). En la actualidad se han reportado alrededor de 45 géneros con aproximadamente 1100 especies (Reese, 1969; Elwood y Neil, 1992) y en México se han registrado 135 especies.

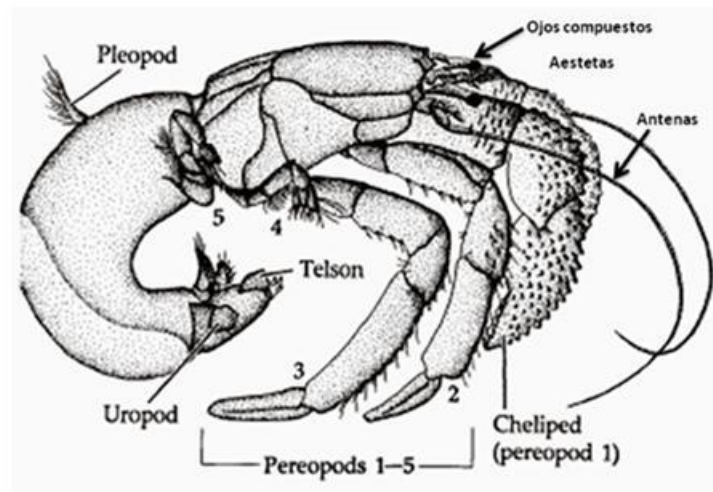


Figura 1. Partes del cuerpo de un cangrejo ermitaño (tomado de Brusca y Brusca, 1990).

Los ermitaños presentan varios estadios larvarios durante su ciclo de vida. De un huevo eclosiona una larva zoea que forma parte del zooplancton, transformándose después en una megalopa que es bentónica y, finalmente, en un cangrejo juvenil. Se ha reportado que es a partir del estadio juvenil cuando los cangrejos ermitaños ocupan conchas de gasterópodos (Fotheringham, 1976; Bertness, 1981a). Su uso está estrechamente relacionado con diversos aspectos de la biología del cangrejo además de la sobrevivencia: la tasa de crecimiento, el éxito reproductivo, entre otros. Adicionalmente les permite tolerar un amplio gradiente de condiciones ambientales así como protegerse de sus depredadores como algunos crustáceos (langostas y cangrejos verdaderos), peces, pulpos y aves (Fotheringham, 1976; Bertness, 1982).

Existen especies semiterrestres, abisales, intermareales y dulceacuícolas (Ross, 1967; Elwood y Neil, 1972), particularmente donde estén disponibles las conchas de gasterópodos (Fotheringham, 1980). La utilización de las conchas de gasterópodos por parte de los cangrejos

ermitaños está asociada a varios factores como la disponibilidad, especie (tipo), calidad (grado de daño que sufre la concha por el oleaje), talla (peso), y/o volumen interno de las conchas (García y Mantelatto, 2001; Yoshino y Goshima, 2002). Sin embargo, en muchos entornos, las conchas vacantes en buen estado son escasas y los cangrejos ocupan con frecuencia conchas dañadas o no adecuadas. Los cangrejos que portan este tipo de conchas tienen ciertas desventajas como el ser más vulnerables a la depredación al ser fácilmente extraídos de la concha (Bulinski, 2007).

Existen otras características de las conchas además del grado de daño que son importantes para los cangrejos ermitaños. Cuando la concha es pequeña con respecto a la talla del individuo que la ocupa, ésta puede inhibir el crecimiento, ya que el volumen interno es reducido; también puede reducir la protección contra depredadores (Angel, 2000). Además reduce el éxito reproductivo tanto en hembras (Elwood et al., 1995) como en machos (Hazlett y Baron, 1989). Por otro lado, si una concha es muy grande con respecto a la talla del cangrejo, esto genera un gasto energético mayor en términos de locomoción (Herreid y Full, 1986) y en las hembras produce un efecto negativo en la reproducción (Fotheringham, 1980; Tricarico y Gherardi, 2007). La coloración de la concha también es importante, ya que hay cangrejos que eligen conchas que no contrasten con su medio (Partridge, 1980), así como la presencia o ausencia de epibiontes (Jensen, 1970; Conover, 1976; Argüelles, 2004). Como consecuencia de todos los factores antes mencionados, existe una fuerte presión de selección sobre los cangrejos para obtener una concha con las características apropiadas en su ambiente. Se han reportado tres diferentes estrategias que los ermitaños utilizan para obtener una concha nueva. La primera, desplazarse constantemente para aumentar las posibilidades de encontrar una concha vacía en el ambiente; la segunda, obtenerlas directamente de los gasterópodos (en colonias de estos moluscos que presenten signos de depredación o muerte; Orihuela et al., 1992) o bien la tercera, obtener la concha de otro cangrejo por medio de encuentros agonísticos. Es esta última la estrategia más frecuente que los cangrejos ermitaños utilizan para obtener conchas (Brighwell, 1952; Hazlett, 1980b; Hazlett y Hernkind, 1980a; Elwood y Neil, 1972).

Encuentros agonísticos

Se ha reportado que los cangrejos de mayor peso y que la más grande tienden a ganar los encuentros agonísticos en la competencia por una concha. Es frecuente que previo y durante un combate los contrincantes realicen una evaluación del oponente, basada en caracteres que pueden señalar una mayor habilidad competitiva, como la talla corporal y el tamaño de la quela (Briffa y Elwood, 2002; Gherardi, 2006). Los combates son una actividad fisiológicamente costosa, la toma de decisión de los cangrejos en seguir o abandonar el encuentro está relacionada con la habilidad de evaluar la posibilidad de ganar el combate así como con el valor del recurso (Elwood y Neil, 1992; Briffa et al., 1998; Arnott y Elwood, 2007).

Los encuentros agonísticos entre cangrejos ermitaños se caracterizan por una serie de conductas de ambos oponentes. Desde el inicio se identifican los roles que juega cada cangrejo durante el encuentro. El cangrejo “atacante o iniciador”, es aquel que toma la iniciativa de acercarse e inspeccionar la concha (Figuras 2a y 2b) del cangrejo defensor (no iniciador). Mientras tanto, el cangrejo defensor se resguarda dentro de su concha (Elwood y Neil, 1992), o bien se mueve dentro de su concha para evitar que el cangrejo atacante la manipule propiciando la(s) series de golpes cortos que posiblemente lo haga abandonar la concha (Hazlett, 1966; Elwood y Neil, 1992; Tricarico y Gherardi, 2007; Figura 2c).

Las series de golpes cortos se caracterizan por ser una señal agresiva y de alto costo energético para los cangrejos (Briffa et al., 2002). Cada serie cuenta con un número de golpes cortos (Elwood y Briffa, 2001); estos golpes están separados por intervalos de tiempo cortos llamados “gaps”, mientras que el intervalo de tiempo que existe entre cada serie de golpes cortos es de mayor duración y es llamado “pausa” (Figura 3). Las series de golpes cortos las realiza el cangrejo atacante hasta que el cangrejo defensor abandona su concha y realizan el intercambio de conchas (Figura 2d). Cabe resaltar que no siempre se efectúa un intercambio de concha después de las series de golpes (Briffa y Elwood, 2000; Briffa et al., 2003).

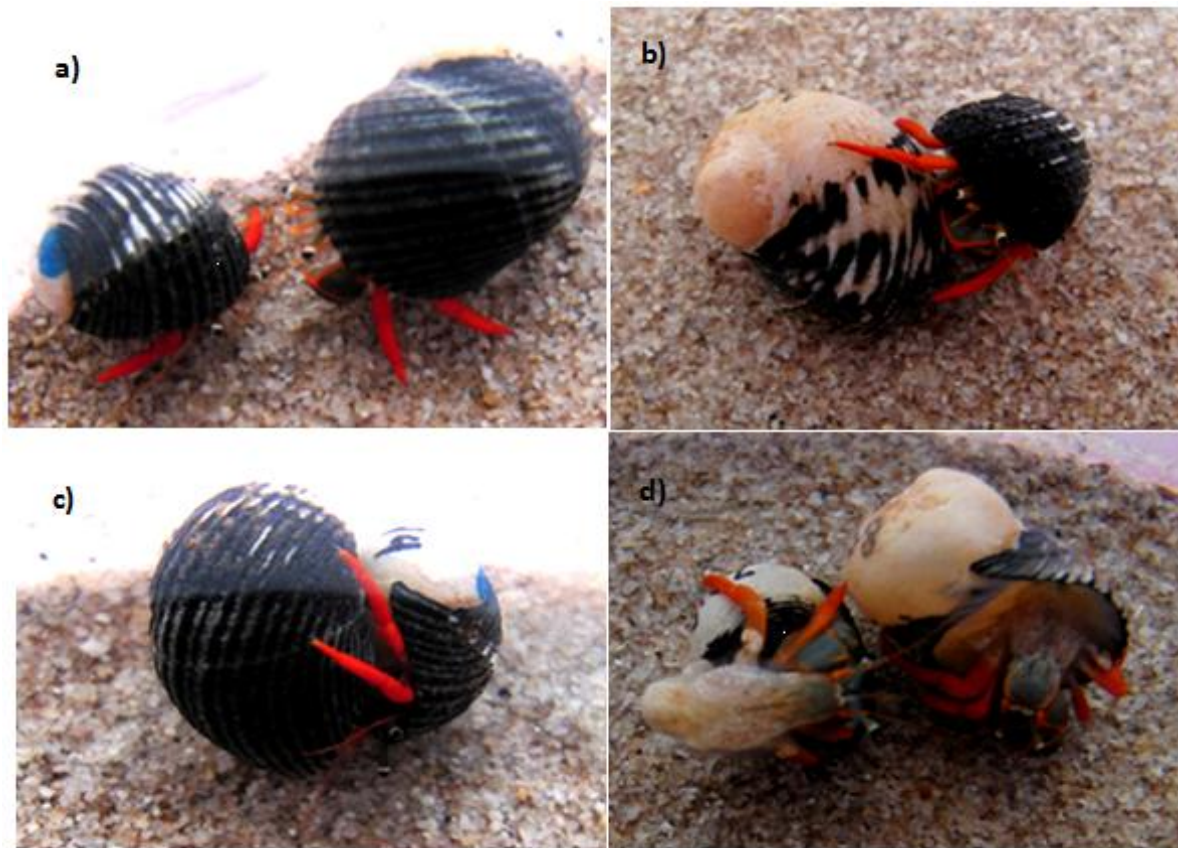


Figura 2. Conductas agonísticas del cangrejo ermitaño (*Calcinus californiensis*) durante un combate. **a)** Acercamiento entre cangrejos ermitaños; **b)** Inspección: manipulación de la concha del cangrejo defensor por parte del cangrejo atacante; **c)** Posición de apertura-apertura de las conchas, preliminar a los golpes cortos; **d)** Intercambio de conchas entre cangrejos ermitaños.

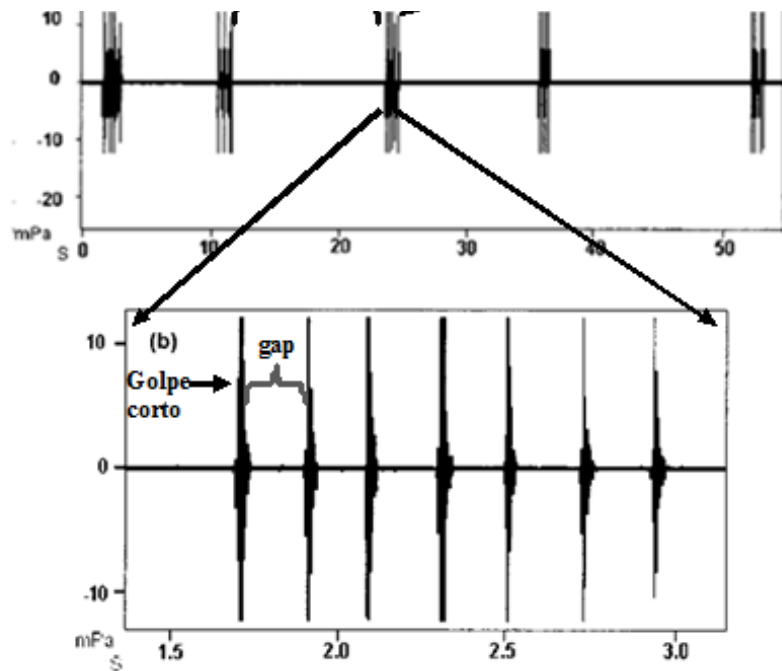


Figura 3. Representación grafica del programa de análisis de sonido; se muestran las series de golpes cortos, el intervalo de tiempo entre serie y serie llamado "pausa", y los golpes cortos, entre cada golpe el intervalo de tiempo llamado "gap". El eje "x" es tiempo (seg) y en el eje "y" amplitud "mPa".

Las evaluaciones que realizan los cangrejos ermitaños antes, durante y después de un encuentro agonístico, les permite obtener información acerca de la habilidad competitiva del contrincante a través de señales visuales (talla corporal y de quela), sobre el valor del recurso y la agresividad del oponente (Enquist y Leimar, 1983; Enquist y Leimar, 1987; Hurd, 2006; Tricarico y Gherardi, 2007). Todos estos son aspectos importantes que hacen la diferencia de ganar o perder un combate. En el caso de los cangrejos ermitaños que portan conchas dañadas se ha reportado que suelen ser los que inician el combate sin embargo no obtienen éxito, esto puede deberse a que son malos competidores y/o las conchas que portan afecta su desempeño en el combate (Tricarico y Gherardi, 2007).

OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar la habilidad competitiva de los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* que provienen de una concha rota y de una concha intacta en el campo durante los encuentros agonísticos por la obtención de una concha adecuada.

Objetivos particulares

- Comparar el desempeño agonístico durante el combate de los cangrejos ermitaños *C. californiensis* en el rol de atacante provenientes de dos tipos de conchas de gasterópodo: conchas rotas y conchas intactas.
- Describir las series de golpes (número de series, número de golpes por serie y frecuencia de golpes cortos) que emite el cangrejo atacante durante el combate a través de un análisis acústico. Comparar estos parámetros entre cangrejos atacantes provenientes de conchas rotas e intactas.
- Estimar si existen diferencias en el éxito del combate (intercambio de conchas) entre los cangrejos ermitaños provenientes de conchas rotas y conchas intactas.
- Conocer a partir de los análisis conductual y acústico cuáles son los elementos que determinan la diferencia en el éxito del combate entre los cangrejos que provienen de conchas rotas y conchas intactas de la especie preferida, y si éstas explican la utilización de conchas rotas en el campo.

MÉTODOS

Área de Estudio

La costa del estado de Guerrero, ubicada en la porción sureste de México, tiene una longitud aproximada de 470 km (Carranza et al., 1975). Cerca de la frontera con Michoacán se localiza el intermareal rocoso de la playa de Troncones, entre los paralelos $17^{\circ} 47' 35.0''$ de latitud norte y los meridianos $101^{\circ} 44' 46.6''$ de longitud oeste (Figura 4). Troncones es una playa compuesta por rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del período Cuaternario, tipo aluvial y/o litoral, de tonalidades grises oscuras. Se caracterizan por la presencia de macizos fijos, con textura áspera y gran cantidad de fisuras y grietas que durante la marea alta son parcialmente cubiertas. La pendiente promedio registrada es de 28.4° (García et al., 2004; Flores et al., 2007).



Figura 4. Ubicación del área de estudio en el estado de Guerrero, México (N° 9 Troncones). Tomada de García et al. (2004).

El intermareal de la playa de Troncones, es un sistema complejo debido a las fuerzas hidrodinámicas. Durante el día se presentan dos tipos de marea; la marea baja, que es cuando el nivel del mar alcanza su menor altura formando pozas cerradas, y la marea alta, cuando el nivel del mar alcanza su máxima altura golpeando la mayor parte de la región rocosa. Es en los periodos de marea alta cuando el oleaje es más complejo y de gran intensidad en el sistema.

Métodos de colecta y mantenimiento de organismos

Se colectó manualmente a todos los cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus californiensis* que ocupaban conchas intactas de gasterópodo de la especie *Cantharus sanguinolentus* (N= 203; Figura 5a) y conchas de gasterópodo rotas (conchas de gasterópodos con un profundo desgaste sin importar la especie; N= 135; Figura 5b). Se realizaron tres colectas durante los meses de noviembre del 2008, febrero y septiembre del 2009. Las colectas se realizaron siempre durante las horas de marea baja (entre 12:00 y 17:00), tiempo durante el que el nivel de agua no rebasaba 30cm de profundidad en las regiones protegidas del impacto del oleaje.

Inmediatamente después de la colecta, cada cangrejo se colocó individualmente dentro de un frasco de vidrio (30ml) con agua de mar, cubriéndolo con un trozo de malla suave para evitar que el organismo saliera del contenedor. Los cangrejos se aislaron de esta forma para evitar que iniciaran combates e intercambiaran conchas antes de los experimentos.

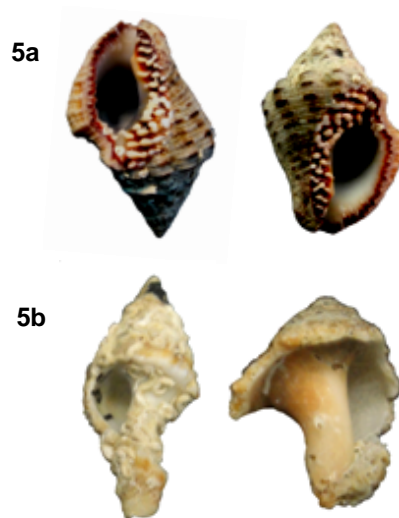


Figura 5. Ejemplares de las conchas de gasterópodos ocupadas por los cangrejos ermitaños (*C. californiensis*) utilizados en este estudio. Se distinguen las conchas intactas de gasterópodo *C. sanguinolentus* (5a) y conchas

Después de la colecta, los cangrejos se mantuvieron de manera individual en frascos de vidrio (30ml), cubiertos con mallas y sumergidos dentro de contenedores plásticos (capacidad de 50L), con agua de mar aireada y a temperatura ambiente ($25 \pm 1^\circ\text{C}$). Los cangrejos se alimentaron cada tercer día con pellets para organismos bentónicos adicionado con carotenos (New Life Spectrum, 3mm). El alimento permaneció en los frascos de mantenimiento por 6 horas y después de este tiempo se retiró aquello que no fue ingerido junto con las heces. Se realizaron recambios del 60% del agua en los contenedores cada tercer día, después de los períodos de alimentación. Cada frasco fue etiquetado con el fin de identificar a los cangrejos ermitaños de manera individual, asignándole un código compuesto por una letra (**C**: cangrejo en concha intacta de la especie *C. sanguinolentus* y **R**: cangrejo en concha rota) y por un número.

Las pruebas experimentales se llevaron a cabo tanto en el campo como en el laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M., en la Ciudad de México. El mantenimiento en laboratorio se realizó de manera similar que en campo, colocando a los organismos individualmente en frascos de vidrio (aislados y etiquetados inmediatamente después de la colecta), sumergidos dentro de acuarios de 40L con filtro de cascada. Se preparó agua de mar artificial utilizando agua dulce filtrada (filtro químico y mecánico) y agregándole sal para

acuarios marinos (Coral Reef) hasta obtener una salinidad de 35ups. Esta se mantuvo a una temperatura de $26 \pm 1^\circ\text{C}$. El fotoperíodo en el laboratorio se fijó en ciclos de 12:12 hrs luz:oscuridad. El modo y cantidad de alimento fue similar al administrado en campo y a diferencia del campo los recambios se realizaron del 60% del agua de los tanques una vez por semana, debido a que en el laboratorio se contaba con un filtro y mejor flujo del agua.

Determinación del sexo y registro merístico

Debido a que existen diferencias intersexuales durante el combate entre cangrejos ermitaños (los machos ganan con mayor frecuencia cuando se enfrentan ante una hembra) s (Neil y Elwood, 1985; Briffa y Dallaway, 2007), sólo seleccionamos a los cangrejos machos para los experimentos en este estudio. Los cangrejos fueron removidos de sus conchas aplicando calor en el ápice con una pistola de silicón. Posteriormente se determinó el sexo con base en la presencia de un par de gonoporos en la región torácica ventral, localizados en la base del tercer par de pereiópodos. En total se obtuvieron 92 cangrejos machos que provenían de concha rota y 191 que provenían de conchas intactas de gasterópodo de *C. sanguinolentus*. Se utilizó un vernier (TRUPER; $\pm 0.01\text{mm}$) y una balanza de campo (OHAUS; $\pm 0.01\text{g}$) para el registro de las siguientes medidas en cada cangrejo:

- a) Longitud del cefalotórax (LC = distancia que hay de la base del rostro al inicio del abdomen blando (Figura 6)
- b) Longitud de la quela izquierda (LQI = distancia de la base de la primera articulación del quelípedo izquierdo, hasta la punta distal de esta (Figura 6) y
- c) Peso húmedo (PH).

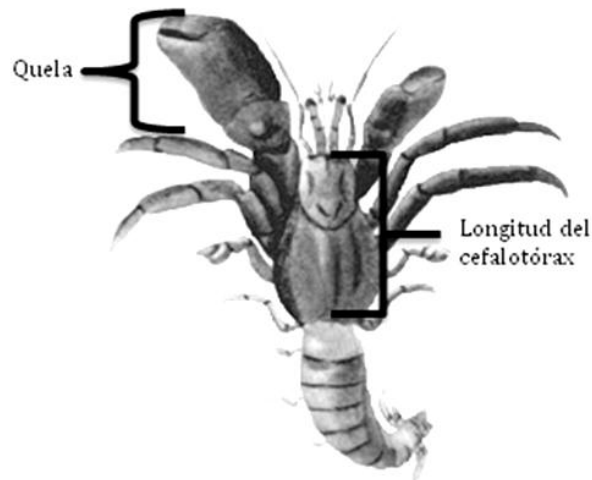


Figura 6. Esquema de los parámetros merísticos (quela y longitud del cefalotórax) de un cangrejo ermitaño del género *Calcinus*. Imagen obtenida de Poupin (2006).

Una vez medidos y pesados, se mantuvo a los organismos sin concha de manera individual dentro de los frascos de vidrio (30ml) bajo condiciones de alimentación y del agua similares a las antes mencionadas (ver **Métodos de colecta y mantenimiento de organismos**).

Criterios de formación de parejas para el combate

Yoshino y Goshima (2002) reportaron entre los cangrejos ermitaños las diferencias en la talla (peso) y longitud de quela influyen en el resultado de los encuentros agonísticos, los individuos que son más grandes o bien que presentan quelas mayores que su contrincante suelen ganar los encuentros. A la expresión de estas características físicas (mayor talla, desarrollo de caracteres que funcionan como armamento) que tienen como consecuencia asegurar el éxito en un encuentro agonístico se le llama el potencial de retener el recurso o RHP (por sus siglas en inglés: "Resource Holding Potential"; Maynard Smith, 1982). Las parejas de cangrejos para el combate se formaron bajo ciertos criterios además del sexo. Se seleccionaron organismos en buenas condiciones, esto es, que no contaran con parásitos aparentes y que todas sus articulaciones estuvieran completas, que la longitud del quelípedo izquierdo y el peso corporal fueran similares (para equilibrar el RHP entre contrincantes). Entre cangrejos contrincantes la diferencia entre la longitud de la quela izquierda no fue mayor a

0.02mm, y la diferencia de peso no excedía de 0.02g. Cada pareja de cangrejos se utilizó solo una vez.

Pruebas preliminares

Es importante que antes y durante un encuentro agonístico, el cangrejo ermitaño logre una maniobra adecuada de la concha que porta para ser capaz de iniciar o enfrentar un combate. A los cangrejos ermitaños que portan conchas rotas o severamente dañadas, se les dificulta maniobrar la concha e iniciar combates (Dowds y Elwood, 1985; Briffa y Elwood, 2000). En este estudio se realizaron pruebas preliminares de combate entre cangrejos ocupando las conchas que portaban en el campo, es decir, cangrejos con conchas intactas de la especie *C. sanguinolentus* vs. cangrejos que ocupaban conchas rotas. Para llevar a cabo estas pruebas se organizaron 11 enfrentamientos de parejas de cangrejos ermitaños machos, con similitud en peso húmedo ($PH \leq 0.02g$) y longitud de quela izquierda ($LQI \leq 0.02mm$), con las conchas que portaban en el campo originalmente. Se tomó video de los enfrentamientos para el registro de conductas agonísticas. El tiempo máximo asignado para todas las pruebas de combate fue de 20 min, tiempo que es considerado adecuado en estudios de encuentros agonísticos (Yoshino y Goshima, 2002).

Diseño experimental

Asignación del valor del recurso

El experimento consistió en evaluar la habilidad competitiva de los cangrejos ermitaños en encuentros en los que los contrincantes que en el campo ocupaban conchas en diferentes condiciones (intactas vs. rotas) tuvieran posibilidades similares para ganar el combate por un recurso de mayor valor. Todas las parejas de combate para las diferentes pruebas (control y experimentales) estaban conformadas por un cangrejo que provenía de una concha rota y otro de concha intacta ambos de peso húmedo (PH) y longitud de quela izquierda (LQI) similares. A cada contrincante se le proporcionó una nueva concha de gasterópodo de la especie *Nerita scabricosta*. Se seleccionó esta concha por su arquitectura, ya que les permite a los cangrejos

tener una mejor maniobra durante el combate, además de estar entre las conchas más ocupadas en esta población (Osorno et al., 1998; Arce y Alcaraz, 2012).

En estudios previos, en los que se evaluó para nuestra especie de estudio la preferencia de talla para conchas de *N. scabricosta* se estimó un modelo lineal que refleja la talla adecuada con respecto al peso del cangrejo [y (peso concha) = $3.19 * x$ (peso cangrejo) + 0.12 ; Figura 4; Arce y Alcaraz, 2012]. En base al modelo lineal se seleccionaron dos tamaños de conchas generando así una desigualdad en el valor del recurso entre contrincantes; a) una concha de talla adecuada de y b) una concha 50% menor a la talla adecuada, es decir ajustada de acuerdo a la talla del cangrejo (Figura 7). Este método se utilizó con el fin de que la concha de talla adecuada representaba para el cangrejo el recurso con un alto valor en cuanto al ajuste, mientras que la concha 50% ajustada que es relativamente pequeña representaba un recurso de bajo valor o inadecuado. Sólo se utilizaron conchas sin daños evidentes.

La asignación de diferentes ajustes de conchas, además de establecer diferencias en el valor del recurso, también asigna los roles de cada uno de los contrincantes en el combate. El rol de atacante es para el cangrejo con la concha ajustada y el rol de defensor para el cangrejo con una concha de talla adecuada.

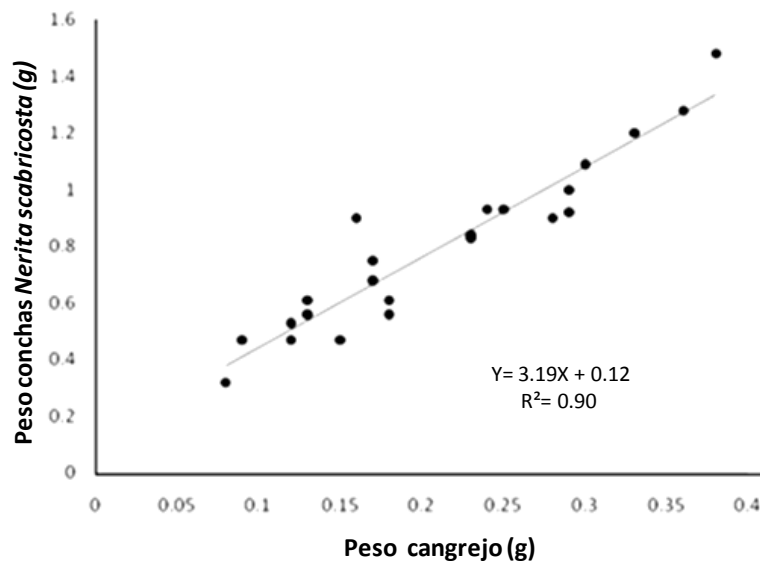


Figura 7. Modelo lineal que describe la relación entre la talla de la concha de *Nerita scabricosta* que selecciona *C. californiensis* con respecto a su talla. La línea de ajuste representa la talla adecuada u óptima para cangrejos de acuerdo a su peso.

La fase experimental consistió en formar dos grupos con el fin de evaluar la habilidad competitiva de los cangrejos de ambos orígenes en ambos roles (atacante y defensor). Las parejas que se formaron (N=86) se asignaron azarosamente a uno de los dos grupos. En el primer grupo (N= 42), al cangrejo que provenía de concha rota se le asignó el rol de atacante, y a su oponente, un cangrejo que provenía de concha intacta con el rol de defensor (A_R vs. D_I). En el segundo grupo (N= 44), al cangrejo que provenía de concha intacta se le asignó el rol de atacante y a su oponente que provenía de concha rota, el rol de defensor (A_I vs. D_R).

Se llevó a cabo un experimento control para probar que los cangrejos no tienden a iniciar combates con el fin de intercambiar conchas cuando el valor del recurso es similar para ambos cangrejos. El control consistió en 11 enfrentamientos entre cangrejos machos utilizando la misma especie de concha (*N. scabricosta*) y de talla adecuada para cada uno con respecto a su peso. La asignación de la talla adecuada de la concha se llevó a cabo bajo los criterios del modelo lineal de preferencia específico para las conchas de *N. scabricosta* (Figura 7).

Descripción y operación del sistema experimental

Se construyó un sistema experimental para el registro de las conductas agonísticas de los cangrejos ermitaños durante el combate. Este sistema consistió en una arena de combate, la cual era un contenedor cilíndrico de plástico (diámetro 16cm; altura 11cm y volumen 1.5L). Se colocó una lámina de corcho (4mm de grosor) en la base con el propósito de aislar las vibraciones externas al sistema experimental. En las paredes de este recipiente se colocaron dos mini-micrófonos de solapa para computadora (Steren modelo MIC-510) uno frente al otro, cubiertos con una capa de látex para que no traspasara el agua marina (Figura 8). Los dos micrófonos se conectaron a una computadora portátil. Se utilizó el programa Raven Lite 1.0. para grabar el sonido de los golpes entre conchas que se presentaran durante los combates. Estas grabaciones no excedían de 1 min de duración y se registraron bajo el formato de 16-bit-wave.

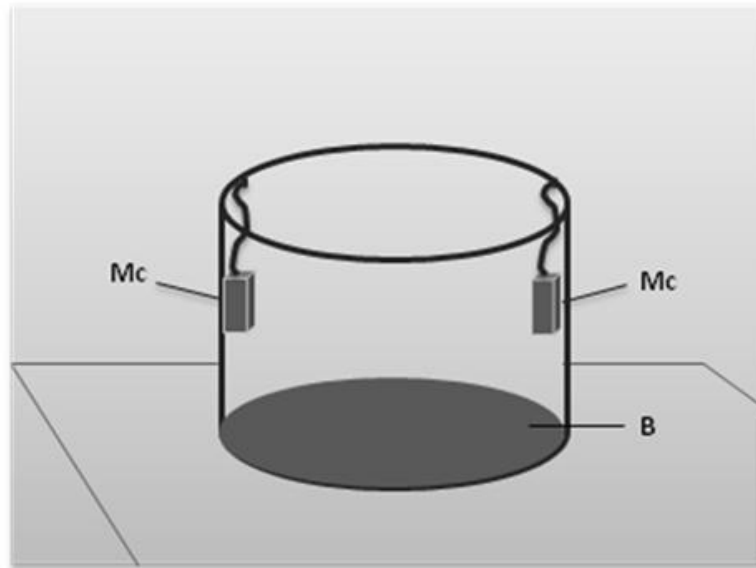


Figura 8. Esquema de la arena de combate para la fase experimental, se muestra la base de corcho del recipiente (B) y los dos micrófonos (Mc) en la pared del recipiente, uno frente del otro.

La arena de combate se ubicó dentro de una cámara anecoica (aisladora de sonidos) con el fin de evitar en las grabaciones sonidos externos al de las series de golpes cortos durante los combates. Esta cámara se construyó de la siguiente manera: en las paredes internas de una caja de cartón (35cm x 55cm x 40cm), se pegó material adicional (cartón de huevo) que se utiliza para aislar el sonido, dejando en la parte superior de la caja un orificio para colocar una cámara web (Logitech) que a su vez estaba conectada a la computadora portátil. En las esquinas de la base de la caja se colocó hule para evitar las vibraciones externas. Además dentro de la caja se colocó una lámpara de foco frío, la posición de ésta hacía que se iluminara homogéneamente la arena de combate (Figura 9).

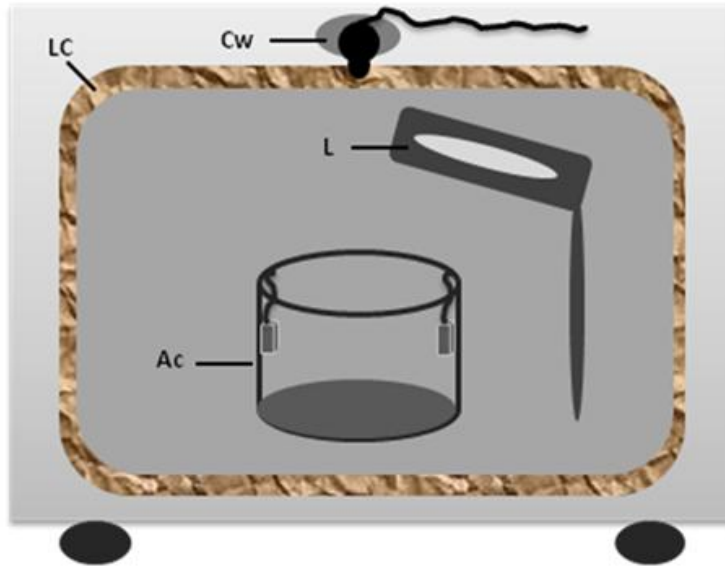


Figura 9. Esquema de la caja aisladora de sonido, se señalan todos los elementos que la componen: lámina extra de cartón (LC); Cámara web (Cw); lámpara que ilumina la arena de combate (L); la arena de combate (Ac) y los círculos externos a la caja son el hule aislador de vibraciones externas.

La arena de combate estaba sumergida en una tina con agua a una temperatura constante de $25 \pm 1^\circ\text{C}$; ésto con el fin de mantener la temperatura del agua de mar dentro de la arena. Cada pareja fue colocada 30min antes de iniciar el encuentro dentro de la arena, en un frasco individual para evitar el contacto y a modo de aclimatación a las condiciones experimentales. Para iniciar el encuentro se liberó a ambos cangrejos simultáneamente dentro de la arena. Se grabó la actividad de las parejas sólo cuando ambos individuos estuvieran a una distancia igual o menor que 2cm (Tricarico y Gherardi, 2007). Las grabaciones terminaban cuando se alejaban los cangrejos o bien cuando había un intercambio de concha. Se tomó simultáneamente audio y video de las parejas de combate de los diferentes tratamientos (pruebas preliminares, control, grupo A_R vs. D_I y grupo A_I vs. D_R); cada enfrentamiento duró 20 minutos como límite.

Registro de conductas agonísticas

Se analizaron los videos para registrar las conductas agonísticas durante el combate entre los individuos de cada pareja en ambos grupos experimentales. Se registró el número de

veces que el cangrejo atacante llevó a cabo cada una de las pautas de combate (acercamiento, inspección y golpes cortos) durante el tiempo de interacción entre los individuos de cada pareja. El tiempo de interacción es el intervalo de tiempo en el que los integrantes de cada pareja tuvieron contacto, considerando el tiempo total que duró la filmación. Las conductas registradas fueron las siguientes:

- a) **Acercamiento (a):** Cuando uno de los cangrejos se dirigía hacia su co-específico y se encontraban a una distancia de 2cm o menos (Tricarico y Gherardi, 2007). De acuerdo con estos autores un acercamiento a esta distancia puede resultar en un contacto entre los organismos y potencialmente un combate.
- b) **Inspección (i):** El cangrejo atacante sujeta la concha del defensor con el primer y segundo pares de apéndices ambulatorios y la examina, y/o bien se encima sobre ésta y la examina (Tricarico y Gherardi, 2007).
- c) **Golpes cortos (gc):** El cangrejo atacante coloca al cangrejo defensor en la posición apertura-apertura de sus respectivas conchas y el atacante toma la concha del defensor con el primer y segundo pares de apéndices ambulatorios para golpearla contra la suya y de esta manera llevar a cabo una o más series de golpes cortos (Tricarico y Gherardi, 2007).
- d) **Intercambio de concha (ic):** El cangrejo atacante cambia su concha por la del cangrejo defensor, después de la o las series de golpes cortos.

Análisis de datos

Conducta

El análisis se llevó a cabo agrupando algunas conductas para asignarlas a una de las siguientes categorías: al acercamiento seguido de una inspección, se le llamó “ataque sin golpes”; a un acercamiento junto con inspección y serie(s) de golpes cortos se le llamó “combate”. La suma de estas dos categorías (ataque sin golpes y combate) se consideró como “ataques totales”; todas ellas se estimaron relativas al tiempo (min) en que los contrincantes interactuaron. De esta manera, utilizando el tiempo de interacción entre los cangrejos

ermitaños (atacante y defensor) se calculó la frecuencia de ocurrencia para cada categoría y en cada pareja experimental de ambos grupos. Se calculó la frecuencia de golpes, es decir el número de golpes observados en cada combate relativo al tiempo que duró la conducta “golpes cortos” (gc). Por último, se consideró como éxito de combate del atacante la conducta de intercambio de concha (lc).

Las frecuencias de las conductas agonísticas (ataque sin golpes, combate y ataques totales) y de los golpes durante el combate fueron comparadas entre ambos grupos mediante una prueba de comparación de medias *t de Student*. De todas las conductas se obtuvieron los estadísticos descriptivos. La proporción del intercambio de concha de los dos grupos, cangrejo atacante proveniente de cocha rota (A_R vs. D_i) y cangrejo atacante proveniente de cocha intacta (A_i vs. D_R) se comparó a través de una prueba de *chi cuadrada* (X^2).

Sonidos de las series de golpes cortos

Se registró el audio de la o las series de golpes cortos que se llevaron a cabo durante el combate en todas las parejas de los dos grupos experimentales. Se utilizó el programa para grabar sonidos Raven lite 1.0, así como la herramienta “Audio filter GUI DEMO” de MATLAB para eliminar vibraciones o sonidos ajenos que presentaban algunas de las grabaciones. Posteriormente se realizó un análisis temporal, comparando la frecuencia de las variables que describen estas series de golpes cortos entre los grupos experimentales (A_R vs. D_i y A_i vs. D_R), algunas variables se utilizaron para hacer comparaciones dentro del mismo grupo experimental. Con el fin de estandarizar el registro de las variables que describen el combate se determinó que una serie está compuesta por al menos 5 golpes cortos continuos, es decir que entre ellos existieran intervalos de tiempo corto y de duración similar. Las variables registradas fueron:

- a) **Número de series:** El número total de series de golpes cortos durante un combate, separadas por pausas de duración de un segundo o más.
- b) **Número de golpes cortos por serie:** Es el número de golpes cortos continuos que ocurren dentro cada serie, separados por pequeños intervalos de tiempo (gaps). Si

ocurrían dos o mas series de golpes cortos en un combate, éstas se promediaron para obtener un solo valor.

c) **Frecuencia de golpes cortos:** Para cada serie, se calculó la frecuencia de golpes cortos, es decir, el número de golpes dividido entre el tiempo (s) de duración de la serie. Si ocurrían dos o mas series de golpes cortos en un combate, las frecuencias de todas éstas se promediaron para obtener un solo valor.

d) **Se registraron las siguientes variables de los gaps en las series de golpes:**

- La frecuencia de los primeros tres gaps de la primer serie de golpes cortos en cada combate.
- La frecuencia de los últimos tres gaps de la primera serie de golpes cortos en cada combate.

El análisis de estos datos se llevó a cabo por medio de comparaciones no-paramétricas debido al pequeño número de registros de sonido en nuestros grupos experimentales. Con el fin de estimar diferencias en la intensidad de los combates entre grupos, se compararon las variables que describen las series de golpes. Primero, de manera general, las variables que describen el desempeño promedio en cada encuentro (número de series, número de golpes cortos por serie y la frecuencia de golpes cortos); para obtener un solo valor por encuentro se promediaron tanto el número de golpes como la frecuencia de golpes por serie en los encuentros donde el cangrejo atacante realizó más de una. Sin embargo, como en algunos combates solo ocurrió una serie de golpes cortos, se comparó también el número y la frecuencia de golpes cortos considerando únicamente la primera serie entre grupos. Ambas comparaciones se llevaron a cabo por medio de una prueba Mann-Whitney (U) para muestras independientes.

Segundo, se realizó un análisis para conocer el desempeño del combate utilizando los primeros y últimos gaps de la primera serie de golpes cortos entre grupos experimentales. Estas comparaciones se llevaron a cabo utilizando los datos de los combates exitosos mediante una prueba de Mann-Whitney (U) para muestras independientes.

RESULTADOS

Conducta

En nuestro grupo control, las once parejas de cangrejos ermitaños que lo conformaban llevaron a cabo únicamente la conducta de ataques sin golpes; es decir, acercamientos seguidos de una inspección. En ningún caso uno de los individuos se colocó en la posición apertura-apertura que precede a los combates y por lo tanto en ningún caso ocurrió un combate.

De las 42 parejas que conformaban el grupo A_R vs. D_I (cangrejo atacante proveniente de concha rota), ocurrieron 20 combates, es decir el 47.62% de los encuentros; mientras que en el grupo A_I vs. D_R (cangrejo atacante proveniente de concha intacta) fueron 17 parejas de un total de 44 (38.64%). Durante los encuentros, la frecuencia de ataques sin golpes y ataques totales de los cangrejos en el rol de atacante fue similar en los dos grupos experimentales (A_R vs. D_I y A_I vs. D_R). Sin embargo, en el combate se encontraron diferencias significativas entre los grupos (Tabla 1); los cangrejos en el rol de atacante que provenían de conchas rotas (A_R vs. D_I) presentaron una frecuencia mayor de eventos de golpes cortos (combate) por encuentro, que aquellos que provenían de conchas intactas en el grupo A_I vs. D_R (Tabla 1 y Figura 10).

El porcentaje de intercambios de concha por parte de los cangrejos ermitaños que provenían de concha rota fue dos veces mayor que el de los cangrejos que provenían de concha preferida (ver Figura 11). En el grupo A_R vs. D_I los cangrejos atacantes lograron 11 intercambios de conchas de 20 combates (55%), mientras que en el grupo A_I vs. D_R fueron exitosos sólo 4 de 17 combates (23%). Sin embargo, la prueba estadística de proporciones Z no comprobó que estas diferencias fueran significativas ($Z= 2.08$; $P> 0.05$).

Tabla 1. Resultados de la prueba de *t de Student* comparando la frecuencia de las conductas agonísticas de los cangrejos en el rol de atacante (ataque sin golpes, combate y ataques totales) y en el rol de defensor (contra-ataque) entre los cangrejos ermitaños que provenían de una concha rota con aquellos que provenían de una concha intacta. Se muestran los estadísticos descriptivos (la media y el error estándar) de todas las conductas. El símbolo * indica que existe una diferencia significativa entre los grupos ($\alpha= 0.05$).

Variables de conducta (eventos/min)	Concha rota media \pm ES	Concha intacta media \pm ES	Estadísticos <i>t-Student</i>		
			gl	t	P
Cangrejo atacante					
Ataque sin golpes	0.26 (0.06)	0.26 (0.04)	40	-0.76	> 0.05
Combate	0.37 (0.06)	0.18 (0.04)	28	2.40	< 0.01*
Ataques totales	0.31 (0.04)	0.22 (0.03)	80	-0.41	> 0.05
Cangrejo defensor					
Contra-ataque	0.30 (0.04)	0.21(0.03)	42	-1.61	< 0.05*

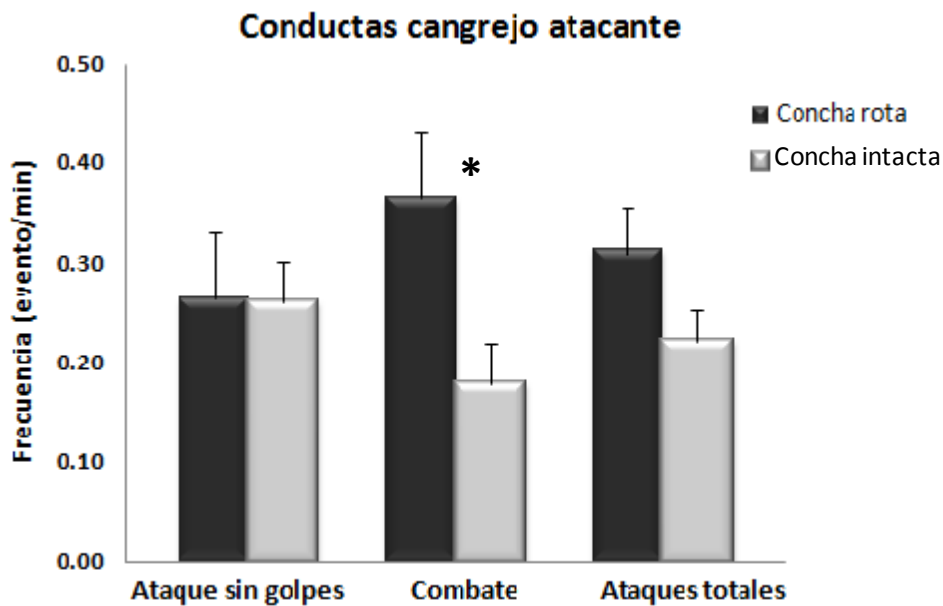


Figura 10. Frecuencia de las conductas del cangrejo atacante en ambos orígenes de concha: rota (barra oscura) e intacta (barra clara). El símbolo * indica $P < 0.01$.

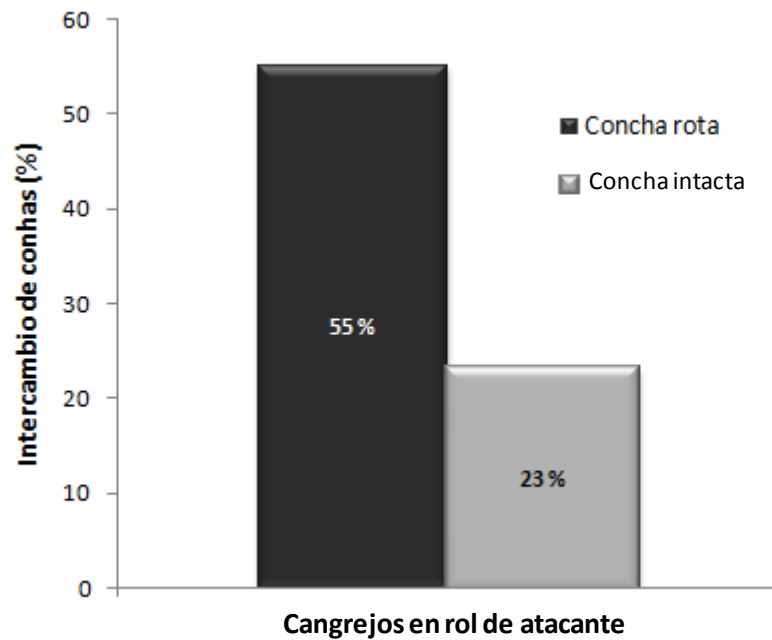


Figura 11. Porcentaje de intercambio de conchas del cangrejo atacante en ambos grupos experimentales de acuerdo a la concha ocupada en el sitio de estudio: rota (barra oscura) e intacta (barra clara).

Durante la fase experimental se registró una conducta similar al ataque realizada por parte de los cangrejos ermitaños en el rol de defensor. Esta conducta fue denominada “contra-ataque” y ocurrió en ambos grupos experimentales (A_R vs. D_I y A_I vs. D_R). Se describe a continuación.

Contra-ataque: el cangrejo defensor sujeta la concha de su agresor para manipularla con sus primeros apéndices logrando empujar y alejar al cangrejo atacante. Esta conducta la llamamos contra-ataque ya que siempre fue realizada como respuesta del cangrejo defensor a un ataque sin golpes por parte del cangrejo atacante. Es decir, el cangrejo defensor nunca llevó a cabo un contra-ataque antes de ser atacado primero.

Los cangrejos en el rol de defensor que contra-atacaron con mayor frecuencia fueron los que provenían de una concha rota ($t = -1.61$; $P < 0.05$; Tabla 1 y Figura 12).

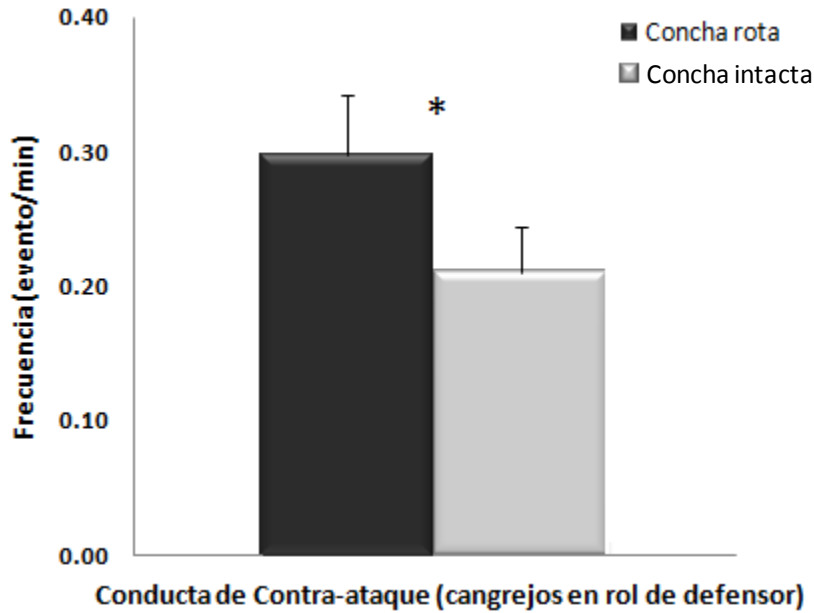


Figura 12. Frecuencia de la conducta de contra-ataque del cangrejo defensor en ambos orígenes de concha: rota y preferida. El símbolo * indica $P < 0.05$.

Sonidos de las series de golpes cortos

Todos los combates fueron registrados con un sistema de grabación de sonidos, sin embargo no todos pudieron ser analizados. En total se obtuvieron 12 combates adecuados para el análisis acústico en el caso del grupo A_R vs. D_I (cangrejo atacante de concha rota) y 11 en el grupo A_I vs. D_R (cangrejo atacante de concha intacta). Lo anterior se debió a que durante la grabación el cableado del sistema de registro capturó señales magnéticas que adicionaron ruido a las series de golpes, el cual no pudo ser eliminado por ningún tipo de software. Sin embargo se llevó a cabo el análisis de los datos capturados que pudieron leerse con claridad. Los análisis mostraron que tanto los cangrejos ermitaños que provenían de conchas rotas como de conchas intactas realizaron combates con una intensidad de golpes similar (considerando valores promedio de todas las series en cada encuentro; Tabla 2).

Tabla 2. Estadísticos descriptivos (mediana y percentiles 25% y 75%) de las variables que describen la intensidad de las series de golpes cortos y frecuencia de golpes cortos), de los grupos experimentales; Atacante de concha rota (A_R vs. D_I) y Atacante de concha intacta (A_I vs. D_R). Se presentan los estadísticos de la prueba de Mann-Whitney.

Variables	Grupo A_R vs. D_I N= 12			Grupo A_I vs. D_R N= 11			U	Z	P
	25%	Mediana	75%	25%	Mediana	75%			
Número de series	1.25	2.00	4.00	1.00	2.00	4.00	62	0.246	0.832
Promedio de golpes cortos	11.25	15.50	19.87	11.00	12.67	16.00	44.5	1.323	0.189
Frecuencia de golpes cortos (número de golpes/s)	4.48	5.16	6.38	4.35	5.14	5.50	59	0.430	0.694

Al considerar únicamente la primera serie de golpes tampoco se encontró una diferencia entre grupos en el número de golpes que la constituye, ni en su frecuencia (Tabla 3). Sin embargo, al analizar sólo los combates exitosos, en los que el atacante obtuvo el intercambio de conchas, se observaron algunas tendencias en el desarrollo del combate, en términos del cambio en el número de golpes que constituyen las series de golpes cortos a lo largo del tiempo (Tabla 4). El grupo A_R vs. D_I mostró mayor heterogeneidad, aunque la tendencia negativa (decremento del número de golpes cortos por serie en el tiempo) fue la que se presentó con mayor frecuencia entre los atacantes provenientes de conchas rotas. En el grupo A_I vs. D_R se observó que las series de golpes cortos a través del tiempo mostraron solamente dos tendencias de cambio, siendo el combate constituido por una sola serie el más frecuente (75%, ver Tabla 4).

Tabla 3. Parámetros descriptivos (mediana y percentiles 25% y 75%) del número y la frecuencia de golpes en la primera serie, tanto de los combates iniciados por cangrejos que ocupaban conchas rotas (grupo A_R vs. D_I) como conchas intactas (grupo A_I vs. D_R). Se muestran los resultados de la comparación estadística de estas variables entre grupos (prueba de Mann-Whitney).

	Grupo A _R vs. D _I N=12			Grupo A _I vs. D _R N=11			U	Z	P
	25%	Mediana	75%	25%	Mediana	75%			
Número de golpes cortos	11.5	18.0	24.7	10.0	11.0	17.0	37.5	1.754	0.079
Frecuencia de golpes cortos (número de golpes/seg)	4.3	5.1	6.2	4.5	5.0	5.5	54	0.738	0.486

Tabla 4. Descripción de las tendencias observadas en el número de golpes por serie a lo largo del combate (tendencia negativa, positiva, nula y de una serie de golpes) en las parejas que obtuvieron el intercambio de conchas durante el combate (combates exitosos). Se muestra la frecuencia de ocurrencia (%) de cada modelo en los combates de ambos grupos (A_R vs. D_I y A_I vs. D_R).

	Tendencia Negativa	Tendencia Positiva	Tendencia Nula	Una serie
Descripción de tendencia	Cuando las primeras series se conforman de un número mayor de golpes a diferencia de las últimas series durante el combate.	En el combate las primeras series se conforman de un número menor de golpes que las últimas series.	El número de golpes cortos de las series que conforman el combate se mantiene constante durante todo el encuentro.	El combate se resolvió con una sola serie de golpes cortos.
Esquema de tendencia				
Grupo A (Cangrejo atacante de concha rota)	46%	27%	9%	18%
Grupo B (Cangrejo atacante de concha intacta)	-	-	25%	75%

No se observó un cambio en el número de golpes en las series durante el combate en ninguno de los grupos experimentales, estimado a través de la comparación entre los gaps

iniciales y finales de la primera serie de golpes cortos en los combates exitosos. Así mismo, tanto los tres primeros como los tres últimos gaps entre grupos presentaron una frecuencia similar (ver Tablas 5 y 6).

Tabla 5. Estadísticos descriptivos (mediana y percentiles 25% y 75%) comparando entre los grupos A_R vs. D_I (cangrejo atacante proveniente de concha rota) y A_I vs. D_R (cangrejo atacante proveniente de concha intacta) las variables de la primer serie de golpes cortos, que describen el vigor en el combate.

Variables (gaps de las primeras series)	Grupo A_R vs. D_I			Grupo A_I vs. D_R		
	25%	Mediana	75%	25%	Mediana	75%
Primeros 3 gaps	0.17	0.21	0.23	0.17	0.25	0.27
Últimos 3 gaps	0.17	0.19	0.27	0.19	0.22	0.26

Tabla 6. Prueba de Mann-Whitney comparando entre los grupos A_R vs. D_I (cangrejo atacante proveniente de concha rota) y A_I vs. D_R (cangrejo atacante proveniente de concha intacta) las variables de la primer serie de golpes cortos, que describen el vigor en el combate.

Variables (gaps de las primeras series)	U	Z	P
Primeros 3 gaps entre grupos (A_R vs. D_I y A_I vs. D_R)	45	- 1.29	0.21
Últimos 3 gaps entre grupos (A_R vs. D_I y A_I vs. D_R)	51	- 0.92	0.38

DISCUSIÓN

Una condición indispensable en un estudio de conductas agonísticas por la competencia por un recurso, en el que se pretende evaluar tanto el proceso de esta interacción como su resultado, es controlar algunos factores que influyen en este comportamiento. En nuestro grupo control, donde los cangrejos ermitaños tenían una concha *N. scabricostra* de talla adecuada (similar entre sí) ningún organismo inició un combate. Sin embargo, todos los ermitaños realizaron ataques sin golpes, independientemente de la concha que ocupaban en el campo (concha rota o preferida). A través de esta conducta el cangrejo atacante se coloca sobre la concha del oponente y la evalúa antes de iniciar un combate (Elwood y Glass, 1981; Dowds y Elwood, 1985; Jackson y Elwood, 1989; Doake y Elwood, 2010). Los cangrejos ermitaños de este grupo control evaluaron la concha del co-específico más no buscaron la posición apertura-apertura para iniciar un combate. Briffa (2006) mencionó que el valor del recurso es un factor importante para los organismos en la toma de decisión de iniciar o no un combate. Es decir, debido a que el combate es una actividad costosa, los cangrejos escalan la interacción agonística de un combate siempre que el recurso del cangrejo defensor tenga un mayor valor. Por lo tanto, al traer conchas de tallas similares estos cangrejos, es decir con un valor de recurso parecido no existió algún factor para iniciar un combate por las conchas.

La manipulación del valor de un recurso es un método utilizado para evaluar de manera conductual la habilidad competitiva de los organismos durante los encuentros agonísticos (Arnott y Elwood, 2007). Así, en este estudio se manipuló el ajuste de la concha de los contrincantes para inducir a uno de los cangrejos ermitaños a iniciar el enfrentamiento (Elwood y Neil, 1992; Yoshino y Goshima, 2002; Gherardi, 2006). En este experimento, en el 100% de las parejas experimentales los cangrejos tomaron el rol asignado de acuerdo al ajuste de la concha proporcionada (atacante o defensor); los ermitaños a los que se les asignó una concha de talla adecuada tomaron el rol de defensores al ser atacados por los cangrejos con la concha ajustada al 50%. En un encuentro agonístico se desenvuelven las conductas de los oponentes de acuerdo al rol de cada cangrejo (atacante o defensor; Arnott y Elwood, 2007;

Tricarico y Gherardi, 2007), a las evaluaciones que influyen en la decisión de iniciar un combate para obtener el recurso (Arnott y Elwood, 2007) y a la habilidad de los oponentes para atacar y/o defender su concha.

Los resultados de los experimentos (manipulando el ajuste de las conchas de los contrincantes) mostraron que las conductas agonísticas iniciales (acercamientos e inspecciones) fueron ejecutadas con una frecuencia similar por los cangrejos atacantes de ambos orígenes. Es decir, que independientemente de la concha que ocuparon en su medio natural, los cangrejos ermitaños de esta especie evaluaron la concha del oponente de manera similar. Durante los acercamientos e inspecciones los cangrejos ermitaños obtienen información tanto del recurso como de la habilidad competitiva del cangrejo defensor. Así, la iniciación de un combate depende de la información obtenida y de si existe una relación positiva entre el valor del recurso y los costos que el atacante puede pagar por él (Parker, 1974; Arnott y Elwood, 2007).

Una proporción similar de atacantes de ambos orígenes (concha rota y preferida) escalaron el encuentro hasta iniciar el combate, proporcionando golpes al defensor de la concha de talla adecuada; cerca del 50% de los cangrejos atacantes en ambos casos. Sin embargo, se encontró una diferencia entre la tasa de golpeo entre atacantes de ambos grupos. Aquellos que ocupaban conchas rotas en su medio natural golpearon dos veces más que los cangrejos que ocupaban la concha preferida. La tasa de golpeo es un indicador del vigor con que los cangrejos ermitaños combaten, ya que está dado por el número de golpes cortos que presentan durante el tiempo que dura esta interacción (Briffa et al., 1998; Briffa y Elwood, 2000). Por lo tanto, los cangrejos ermitaños que provienen de una concha rota presentaron más vigor.

En general, los encuentros agonísticos implican ciertos costos, no solo por la energía necesaria para realizar un combate, sino también por los riesgos que los contrincantes pueden tener durante éste. Para un crustáceo decápodo puede significar, además de la inversión energética, la pérdida de sus apéndices o el riesgo de ser depredado (Elwood y Neil, 1992; Briffa y Elwood,

2004; Briffa y Sneddon, 2007). Por lo que, tanto la duración como la intensidad del encuentro podrían depender del resultado de la evaluación de los costos y beneficios asociados a continuar, incrementar o disminuir esta actividad (Maynard-Smith y Parker, 1976; Briffa et al., 1998). Los cangrejos ermitaños asignan un valor al recurso que potencialmente obtendrán, y a éste está asociada la motivación por obtener una concha de mejor calidad (Arnott y Elwood, 2007). En este estudio, inicialmente existían diferencias entre los individuos de acuerdo a la concha que ocupaban en el medio natural. De acuerdo con Tricarico y Gherardi (2007), los cangrejos (*Pagurus longicarpus*) ocupantes de conchas dañadas son más agresivos durante el combate que aquellos que tienen una concha en buenas condiciones, lo que sugiere que los ermitaños llevan a cabo una evaluación del propio recurso y que ésta modifica las conductas agonísticas para adquirir uno nuevo. No existen estudios que indiquen si la historia previa de utilización de recursos en los cangrejos ermitaños tenga un efecto en la asignación de valor y la motivación para adquirir un recurso nuevo. De acuerdo con nuestra hipótesis, si la utilización de conchas rotas disminuye su tasa metabólica estándar, los organismos demostrarían menor capacidad durante un encuentro agonístico, ya que éste implica un gasto energético elevado; por lo tanto, la condición física y fisiológica actual de los cangrejos ermitaños podría verse reflejada en la habilidad competitiva de los individuos al disminuir el desempeño de las conductas agonísticas (sobre todo aquellas que exigen una mayor inversión energética) y en el resultado de la competencia por un recurso. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que los cangrejos ermitaños en el papel de atacante que provenían de una concha rota asignan un mayor valor al recurso, de acuerdo a esta relación de costos-beneficios, en comparación con los ermitaños que ocupaban conchas intactas y de la especie preferida lo cual puede traducirse en una mayor motivación por obtener una concha de mejor calidad (Elwood et al., 1998; Gherardi, 2006). Es posible que la motivación sea uno de los factores que contribuyeron en la decisión de los individuos provenientes de conchas rotas de escalar la actividad costosa de combate, para obtener un recurso que le proveerá al organismo mayores beneficios, es decir aumentar la probabilidad que tenían de sobrevivir, crecer y reproducirse con la concha que portaban anteriormente (Briffa et al., 1998). Estudios previos muestran que en combates asimétricos los cangrejos ermitaños ocupando conchas menos adecuadas (ajustadas) están más motivados a obtener un recurso de mayor calidad que

aquellos que tienen una concha adecuada (Dowds y Elwood, 1985; Briffa y Elwood, 2002; Gherardi, 2006).

Adicionalmente, debido a que el resultado de un combate depende de las habilidades de cada oponente, la habilidad de acumular información durante todo el enfrentamiento por parte del cangrejo defensor permite a los cangrejos ermitaños el retraerse para tomar la decisión de abandonar su concha en cierto momento del combate (Arnott y Elwood, 2007; Doake y Elwood, 2010). Por lo general, en los experimentos de combate con cangrejos ermitaños no se ha señalado la importancia del papel del defensor (Elwood, 1995; Briffa y Elwood, 2001). En este experimento se presentó una conducta a la que llamamos contra-ataque por parte de los cangrejos en el rol de defensor. Los cangrejos que provenían de conchas rotas presentaron con mayor frecuencia la conducta (contra-ataque); es decir, fueron mejores defendiendo su concha, al evitar más veces que el cangrejo atacante lo manipulara y logrará impactar su concha contra la suya y comenzara con las series de golpes cortos. La habilidad de evaluar aspectos del defensor como su potencial de retener el recurso o RHP (por sus siglas en inglés, Resource Holding Power; Parker, 1974; Maynard y Smith, 1982; Tricarico y Gherardi, 2007) y su resistencia durante el encuentro (Parker, 1974; Simmons, 1986; Enquist y Leimar, 1987; Briffa y Elwood, 2000) son puntos decisivos para iniciar, seguir o resolver un combate. El éxito de un individuo en un enfrentamiento está determinado por su RHP, ésta habilidad está influenciada por factores como la talla, el estado reproductivo, las reservas energéticas, entre otros, y también por factores extrínsecos tal como la propiedad del recurso (Maynard et al., 1976; Nosil, 2002), es decir las características del recurso propio.

Los oponentes tienen la habilidad de evaluar y comparar el RHP del con-específico durante la pelea, y la toma de decisión de continuar el combate o la defensa se basa en la evaluación realizada (Enquist y Leimar, 1987; Arnott y Elwood, 2007). La habilidad de retener una concha está relacionada también con caracteres conductuales a través de los despliegues, si éstos son efectivos disminuyen la probabilidad de ataque de un co-específico o depredador (Copp y Jamon, 2000). Varios autores sugieren que los defensores son capaces de evaluar la habilidad de combate del cangrejo atacante por medio de un monitoreo en los cambios de vigor de los

golpes cortos (Briffa et al., 1998; Briffa y Elwood, 2000; Briffa y Elwood, 2001). De esta manera, los combates escalan a medida que el atacante sea mejor que el defensor. Algunas publicaciones recientes han sugerido que para los cangrejos en el rol de defensor, si el gasto de energía invertido en la defensa de la concha se ha elevado más que el valor del recurso, éste no presenta más resistencia al combate (series de golpes cortos) y decide rendirse (Arnott y Elwood, 2007; Tricarico y Gherardi, 2007).

El resultado del combate es la obtención de una concha nueva, o no. Este depende de las decisiones de cada oponente durante el combate, además de su capacidad física y talla (Briffa, 2006). En este estudio los resultados de intercambio de concha no mostraron diferencias estadísticas, sin embargo los cangrejos que provenían de conchas rotas presentaron una mayor cantidad de intercambios de concha (55% de los eventos con combates). Esta cifra es dos veces mayor, con respecto a la proporción de intercambios de concha que lograron los cangrejos que provenían de una concha intacta (23% de los eventos con combates); considerando que en ambos grupos una proporción similar de atacantes iniciaron un combate. Por lo tanto, podemos suponer que en combates simétricos en talla (peso) y tamaño de quela, los cangrejos que provenían de concha rota fueron mejores combatientes, tanto en el papel de atacante como el de defensor. Sin embargo, esta actividad podría significar un mayor costo para ellos debido a que tienen menor potencial metabólico que los cangrejos que ocupan conchas intactas en el medio natural (Alcaraz y Kruesi, 2011).

Una manera indirecta de estimar el costo de una actividad energéticamente demandante es identificando si existe fatiga en los individuos. Y esto se ve reflejado en la manera en que varían las series de golpes cortos a lo largo del enfrentamiento. Esta variación puede darse en términos de la duración de las “pausas” y “gaps” y el vigor de los golpes posteriores a estos intervalos de tiempo. Briffa et al. (2003), mencionan que la disminución en el vigor durante la ejecución de los golpes indica que la demanda energética de continuar el combate es mayor a su capacidad fisiológica para continuar esta actividad. El patrón del cambio en el número de golpes que se observó en las series de golpes cortos de las parejas de combate que lograron intercambiar concha es diferente entre grupos. En el caso del grupo cuyos atacantes provenían

de conchas intactas de la especie preferida, se observó una tendencia muy definida; los combates son simples ya que el 75% de sus intercambios los realizaron con una sola serie. En el grupo en el que los cangrejos provenían de concha rota existió mayor variación en el patrón del número de golpes cortos necesarios para lograr un intercambio de concha. En la mayoría de los combates los individuos de conchas rotas realizaron más de una serie de golpes mostrando diferentes tendencias en el desarrollo del combate (positiva, negativa o nula). El número de combates que pudieron ser analizados de esta manera no fue lo suficientemente grande para presentar conclusiones claras acerca de los costos que implican escalar un encuentro agonístico ejecutando un mayor número de series de golpes. Sin embargo, los individuos provenientes de conchas rotas escalan el combate realizando mas series de golpes hasta obtener el recurso de mayor valor a diferencia de aquellos que provenían de conchas intactas. Nuevamente, lo anterior podría indicar que la historia previa de utilización de recursos en malas condiciones podría incrementar la motivación de estos organismos, ya que el mantener la actividad de realizar varias series de golpes cortos durante el encuentro agonístico se muestra la disposición del organismo al obtener una concha con mayores beneficios pese a los altos costos energéticos que ésto implica (Elwood y Glass, 1981; Dowds y Elwood, 1985).

El intermareal rocoso es uno de los ambientes físicamente más estresantes, las variaciones físico-químicas que presenta imponen desafíos a los organismos que lo habitan. Los cangrejos ermitaños (*C. californiensis*) usan conchas de gasterópodos que les proveen un micro-hábitat portátil, permitiéndoles soportar el estrés del ambiente. La relación cangrejo-concha está estrechamente relacionada con la sobrevivencia del cangrejo ermitaño, por lo que el poseer una concha adecuada le proporciona una mejor adecuación. Sin embargo, generalmente este recurso es limitado en el ambiente, por lo que muchos individuos ocupan conchas sub-óptimas y en ocasiones muy dañadas. Esta investigación destaca las diferencias conductuales agonísticas que presentan los cangrejos ermitaños, en base al origen de concha que portaban en su ambiente natural (rota e intacta); es decir a su historia previa de ocupación de recursos. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que a pesar de que los cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis* que utilizan conchas rotas en el medio natural están bajo

condiciones metabólicas limitantes (Alcaraz y Kruesi, 2011), éstos muestran un mayor vigor durante el combate y una mejor defensa que los cangrejos que ocupaban conchas en buenas condiciones y de la especie preferida, adquiriendo a través de este comportamiento de manera más eficiente una concha de mejor calidad. Por lo que se podría estudiar con detalle las variables y patrones acústicos de los encuentros agonísticos entre parejas de cangrejos de diferente origen de concha de gasterópodo (intacta vs. rota) como se realizó en este estudio, para conocer a fondo la disyuntiva entre el estado fisiológico del organismo y los costos que está dispuesto a pagar por un nuevo recurso.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ABRAMS, P. (1981) Alternative methods of measuring competition applied to two Australian hermit crabs. *Oecologia* (51): 233-239.
- ALCARAZ, Z. G. Y K. KRUESI (2011) Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis* (412): 20-26.
- ANGEL, J. E. (2000) Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (243): 169–184.
- ARCE, E. Y G. ALCARAZ (2012) Shell preference in a hermit crab; comparison between a matrix of paired comparisons and a multiple-alternative experiment. *Marine Biology* (159): 853-862.
- ARGÜELLES, T. A. (2004) Uso diferencial de conchas de gasterópodos por cangrejos ermitaños en respuesta a la acción del oleaje en una costa rocosa. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 89 pp.
- ARNOTT, G. y R. W. ELWOOD (2007) Fighting for shells: how private information about resource value changes hermit crab pre-fight displays and escalated fight behaviour. *Proceedings of the Royal Society* (274): 3011-3017.
- BARLOW, G. W. (1974) Aggression. *Animal Behavior: II* McGraw-Hill. 310
- BELL W. J. (1991) Searching behaviour. Chapman and hall, London. 510 pp.
- BERTNESS, M. D. (1981a). Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. *Ecology* (62): 751-761.
- BERTNESS, M. D. (1981b) Conflicting advantage in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *American Nature*. 118 (3): 432-437.
- BERTNESS, M. D. (1981c) Predation, physical stress and the organization of a tropical hermit crab community. *Ecology* 62(2): 411-425.
- BERTNESS, M. D. (1982) Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (64): 159-187.
- BLANCKENHORN, W. U. (1991) Fitness consequences of food-based territoriality in water striders, *Gerris remigis*. *Animal Behaviour* (42): 147-149.
- BRIFFA, M. (2006) Signal residuals during shell fighting in hermit crabs: can costly signals be used deceptively? *Behaviour Ecology* (17): 510-514.
- BRIFFA, M. Y D. DALLAWAY (2007) Inter-sexual contest in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: females fight harder but males win more encounters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (11): 1781-1787.
- BRIFFA, M., R. W. ELWOOD y J. T. A. DICK (1998) Analysis of repeated signals during shell fights in the hermit crab *Paguris bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society* (265): 1467-1474.
- BRIFFA, M. Y R. W. ELWOOD (2000) Analysis of the finescale timing of repeated signals: does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour* (59): 159-165.

- BRIFFA, M. Y R. W. ELWOOD (2001) Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour* (62): 505–510.
- BRIFFA, M. Y R. W. ELWOOD (2002) Power of shell-rapping signals influences physiological costs and subsequent decisions during hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society* (269): 2331-2336.
- BRIFFA, M., R. W. ELWOOD, y J. RUSS (2003) Analysis of multiple aspects of a repeated signal: power and rate of rapping during shell fights in hermit crabs. *Behavioral Ecology* 14 (1): 74-79.
- BRIFFA, M. Y R. W. ELWOOD (2004) Use of energy reserves in fighting hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society* (271): 373–379.
- BRIFFA, M. Y L. U. SNEDDON (2007) Physiological constraints on contest behavior. *Functional Ecology* (21): 627-637.
- BRIGHTWELL, L.R. (1952) Further notes on hermit crab *Eupagurus bernhardus* and associated animals. *Proceedings of the Zoological Society of London* (123): 61-64.
- BULINSKI, K. V. (2007) Shell-selection behavior of the hermit crab *Pagurus granosimanus* in relation to isolation, competition and predation. *Journal of Shellfish Research* 26 (1): 233-239.
- CARRANZA-EDWARDS, A., M. GUTIÉRREZ-ESTRADA Y R. RODRÍGUEZ (1975) Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. Centro de Ciencias del Mar y Limnología., UNAM, México, 2(1): 81-88.
- CONOVER, M. R. (1976) The influence of some symbionts on the shell-selection behaviour of the hermit crabs, *Pagurus pollicarus* and *P. longicarpus*. *Animal Behaviour* (24): 191-194.
- CONOVER, M. R. (1978) The importance of various shell characteristic to the shell-selection behavior of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (32): 131-142.
- COPP, N. H. Y M. JAMON (2000) Kinematics of rotation in place during defense turning in the crayfish *procambarus clarkia*. *Journal of Experimental Biology* (3): 471-486.
- DENNY, M. W. (2006) Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology* (40): 439-461.
- DOAKE, S. Y R. W. ELWOOD (2010) How resource quality differentially effects motivation and ability to fight in hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society* (278): 567-573.
- DOWDS, B. M. Y R. W. ELWOOD (1985) Shell wars II: the influence of relative size on decisions made during hermit crab Shell fights. *Animal Behaviour*,(33): 649-656.
- ELWOOD, R. W. (1995) Motivational changes during resource assess- ment by hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (193):41–55.
- ELWOOD, R. W. Y C. W. GLASS (1981) Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab, *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour* (29):1239–1244.
- ELWOOD, R. W. y S. J. NEIL (1992) Assessments and decisions. A study of information gathering by hermit crabs. *Chapman and Hall*. 650 pp.

- ELWOOD, R. W., N. MARKS Y J.T.A. DICK (1995) Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology* (123): 431-434.
- ELWOOD, R. W., K. E. WOOD, M. B. GALLAGHER Y J. T. DICK (1998) Probing motivational state during agonistic encounters in animals. *Nature* (393): 66-68.
- ELWOOD, R. W. y BRIFFA, M. (2001) Information gathering and communication during agonistic encounters: a case study of hermit crabs. *Advances in the Study of Behavior* (30): 53-97.
- ENQUIST, M. y O. LEIMAR (1983) Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* (102): 387-410.
- ENQUIST, M. y O. LEIMAR (1987) Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* (127): 187-205.
- FLORES-RODRÍGUEZ, P., R. FLORES-GARZA, S. GARCÍA-IBÁÑEZ Y A. VALDÉS-GONZÁLEZ (2007) Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (78): 33-40.
- FOSTER M. S., A.P. de VOGELAERE, J. S. PEARSE, y C. HARROLD (1991) Open coast intertidal and shallow subtidal ecosystems of the northeast pacific. Mathieson A.C. and P.H. Nienhuis Edds. *Intertidal and Littoral Ecosystems Elsevier* (10): 235-272.
- FOTHERINGHAM, N. (1976) Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology* (57): 570-578.
- FOTHERINGHAM, N. (1980) Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. *Marine Biology* (55): 287-293.
- GARCÍA, E. (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Offset Larios. México, D.F. 217 pp.
- GARCÍA, S., R. FLORES, P. FLORES Y A. VALDÉS (2004) Densidad y Tallas de *Plicopurpura patula* pansa relacionadas con el sustrato y el oleaje en la costa rocosa de Guerrero, México. *Hidrobiológica* 14(2): 127-136.
- GARCÍA R. B. y F. L. MANTELATTO (2001) Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (265): 1-14.
- GHERARDI, F. (2006) Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (59): 500-510.
- HAZLETT, B. A. (1966) Social Behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curacao. *Studies Fauna Curacao* (23): 1-22.
- HAZLETT, B. A y W. HERNKIND (1980a) Orientation to shell events by the hermit crab *Clibanarus vittatus* (Bosc) (Decapoda, Paguridae). *Crustacean* (39): 311-314.
- HAZLETT, B. A. (1980b) Patterns of information flow in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Animal Behaviour* (28): 1024-1032.

- HAZLETT, B. A. (1981a) Daily movements of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Bulletin of Marine Science* (31): 177-183.
- HAZLETT, B. A. (1981b) The behavioral Ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematic* (12): 1-22.
- HAZLETT, B. A. y L. C. BARON (1989) Influence of shells on mating behavior in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (24): 369-376.
- HERREID, C. F. y R.J. Full (1986) Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology* (120): 297-308.
- HORN, M. H., K. L. M. MARTIN y M.A. CHOTKOWKI (1990) Introduction: Intertidal Fishes: Life in two worlds. *Academic press* (1): 1-5.
- HUNTINGFORD, F. A. y A. K. TURNER (1987) *Animal Conflict*. New York: Chapman y Hall.
- HURD, P. L. (2006) Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signaling. *Journal of Theoretical Biology* (241): 639-648.
- INGLE, R. (1993) *Hermit crabs of the northeastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea: An illustrated key*. Chapman and Hall, 495 pp.
- JACKSON, N. W. Y R. W. ELWOOD (1989) How animals make assessment: information gathering by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour* (38): 951-957.
- JENSEN, K. (1970) The interaction between *Pagurus bernhardus* (L.) and *Hydractinia echinata* (Fleming). *Ophelia* (8): 135-144.
- KEMP, D. J. y J. I. ALCOCK (2003) Lifetime resource utilization, flight physiology, and the evolution of contest competition in territorial insects. *American Naturalist* (162): 290-301.
- MARSHALL, D. J. y C. D. McQUIAD (2011) Warming reduces metabolic rate in marine snails: adaptation to fluctuating high temperatures challenges the metabolic theory of ecology. *Proceedings of the Royal Society* (278): 281-288.
- MAYNARD-SMITH, J. Y G. PARKER (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* (24): 159-175.
- MAYNARD-SMITH, J. (1982) Evolution and the theory of games. *Experientia* (8): 805-813.
- MEADOWS, P.S. y J. I. CAMPBELL (1988) *An introduction to marine science*. John Wiley and Sons.
- MOORE, J. C. y J. M. GREEFF (2003) Resource defence in female pollinating fig wasps: two's a contest, three's a crowd. *Animal Behaviour* (66): 1101-1107.
- MOORE, J. C., J. O. DARREN, C. REUTER, A. STUART y J. M. COOK (2008) Fighting strategies in two species of fig wasp. *Animal Behaviour* (76): 315-322.
- NEILL, S. J. y R. W. ELWOOD (1985) Behavioural modifications during egg-brooding in hermit crab *Pagurus bernhardus* L. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* (94): 99-144.
- NOSILI, P. (2002) Food fights in house crickets, *Acheta domesticus* and the effects of body size and hunger level. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* (80): 409-417.

- ORIHUELA, B., H. DÍAZ, R. B. FORWARD y D. RITTSCHOT (1992) Orientation of the hermit crabs *Clibanarius vittatus* (Bosc) to visual cues: effects of mollusc chemical cues. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology* (164): 193-203.
- OSORNO, J. L., L. FERNÁNDEZ-CASILLAS Y C. RODRÍGUEZ-JUÁREZ (1998) Are hermit crabs looking for light and large shells? Evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* (222): 163-173.
- PARKER, G.A. (1974) ASSESSMENT STRATEGY AND THE EVOLUTION OF FIGHTING BEHAVIOUR. *Journal of Theoretical Biology* (47): 223-243.
- PARTRIDGE, B. L. (1980) Background camouflage: an additional parameter in hermit crab shell selection and subsequent behavior. *Bullentin of Marine Science* (30): 914-916.
- REESE, E. S. (1969) Behavioral adaptations of intertidal crabs. *American Zoologist* 9(2): 343-355.
- RÍOS, T. H. (2003) Modificación del balance iónico e hídrico de *Bathygobius ramosus* (Gobidae) en respuesta a la desecación por exposición al aire e hipoxia. Tesis de Maestría. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 48 pp.
- ROSS, D. M. (1967) Behavioural and ecological relationships between sea anemones and other invertebrates. *Oceanography. Marine Biology* (5): 291-316.
- SILICEO, B. D. (2009) Distribución y ocupación de conchas de gasterópodos por el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* en Troncones, Guerrero. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, 48 pp.
- SIMMONS, L. W. (1986) Inter-male competition in and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Animal Behaviour* (34): 567-579.
- TRICARICO, E. y F. GHERARDI (2007) Shell acquisition by hermit crabs: which tactic is more efficient? *Behavioral Ecology and Sociobiology* (60): 492-500.
- YASUDA, C., F. TAKESHITA y S. WADA (2012) Assessment strategy in male-male contest of the hermit crab *Pagurus midendorffi*. *Animal Behaviour* (84): 385-390.
- YOSHINO, K. y S. GOSHIMA (2002) Sexual dominance in hermit crab shell fights: asymmetries in over-intruder status, crab size, and resource value between sexes. *Japón Ethology Society and Springer* (20): 63-69.
- YOSHINO, K., M. OZAWA y S. GOSHIMA (2004) Effects of shell size fit on the efficacy of mate guarding behavior in male hermit crabs. *Journal of Marine Biology* (84): 1203–1208.