



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**El polimorfismo en gasterópodos y su papel en la  
ocupación diferencial de conchas en cangrejos  
ermitaños**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
BIÓLOGA**

**P R E S E N T A**

**MARÍA FERNANDA HERCE SÁNCHEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, MÉXICO, D. F.**

**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

Herce

Sánchez

María Fernanda

(044) 55 23 25 66 02

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

408008208

### 2. Datos del tutor

Doctora

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

### 3. Datos del sinodal 1

Doctor

Fernando

Álvarez

Noguera

### 4. Datos del sinodal 2

Doctor

José Jaime

Zúñiga

Vega

### 5. Datos del sinodal 3

Maestro en Ciencias

Brian

Urbano

Alonso

### 6. Datos del sinodal 4

Bióloga

Karla

Kruesi

Cortés

### 7. Datos del trabajo escrito

El polimorfismo en gasterópodos y su papel en la ocupación diferencial de conchas en cangrejos ermitaños.

48 pp.

2012

“All the knowledge I possess everyone else can acquire,  
but my heart is exclusively my own.”

Goethe

Para Carlos.  
Para las dos Beatriz y Juan Pablo.

## Agradecimientos

A mis sinodales por todas sus correcciones, consejos, pláticas, apoyo y porras. A Brian, a Jaime y a Fernando, porque más que ser mis sinodales, son mis amigos.

A Guille y a Karla, porque más que ser mis amigas, son mi familia. Y porque junto con Carlos, Bárbara, Elisah, Leslie, Cynthia, Xarini, Gastón, Naty, Brenda y Marie, me han dado un segundo hogar mejor que el que jamás habría podido imaginar tener.

A Guille, por absolutamente todo. Gracias por darme la oportunidad de entrar al grupo, por formarme académica y personalmente, por cuidarme, por quererme, por aconsejarme, por consolarme, por apoyarme, por echarme porras, por alimentarme, por entretenerme, por hacerme reír cuando más lo he necesitado. Nunca hubiera sobrevivido estos años sin ti.

A Barbarita, por ser mi sensei con paciencia pero, sobre todo, con amor.

A Brian, por ser mi otro tutor sin tener ninguna obligación de serlo, por la amistad, la paciencia, el ánimo, la confianza, la calidez, las risas y los buenos ratos.

A todos los que me ayudaron a resolver toda clase de problemas mientras realizaba esta tesis. A Sebas, por su paciencia y serenidad ante cada pregunta. A Abel y Benjamín, del Taller Mecánico, por su enorme paciencia visita tras visita. A Roberto Zenit y su equipo, por su ayuda y su increíble disposición. A Rodrigo, Ricardo y Emiliano, por ayudarme a resolver el complicado asunto que Arquímedes descubrió en una bañera hace más de dos mil años.

Al proyecto PAPIIT IN-207209 por la beca otorgada durante la realización de esta tesis. A los proyectos PAPIIT IN-213112 y CONACYT 167915 por el financiamiento del proyecto.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Ciencias, por mi formación humana y académica.

A mis papás, Beatriz y Juan Pablo, quienes han dado su vida entera por mi hermana y por mí. Gracias por el infinito amor, el apoyo, las lecciones, las enseñanzas y la confianza. Nunca me alcanzarán las palabras ni las acciones para mostrarles cuánto los amo.

A mi hermana, Beatriz, mi compañera.

A mi primo Santiago, porque sin él no hubiera sobrevivido en esta ciudad. Gracias por tan increíble introducción a tan increíble lugar.

A Licha, por recibirme y alimentarme durante estos cinco años y medio en su casa.

A mi familia entera, por todo el apoyo y la tolerancia durante este tiempo.

A todos mis amigos. Habiendo pasado por el pueblo y la ciudad provinciana en el estado que es el ombligo del mundo, y por la capital, soy una persona *muy* afortunada que ha encontrado gente bonita y amigos entrañables en cada uno de esos lugares. Gracias por absolutamente cada momento que me han dejado compartir con ustedes, por quererme, apoyarme, respaldarme, enseñarme y tolerarme tal como soy, en todo momento y bajo cualquier circunstancia.

A todos los maestros que inspiran.

A Ana Wegier, por creer y confiar en mí. Gracias por toda la ayuda, las porras, la paciencia, los consejos, los abrazos, el apoyo y por todas las oportunidades.

A Julia Carabias, Javier de la Maza y a la banda chajuleña, por las aventuras y los buenos ratos, pero, sobre todo, por ayudarme a elegir mi camino.

A los inifapeños, por enseñarme con paciencia, pero, sobre todo, por los buenos ratos, la calidez y la amistad.

A todo el grupo de pajarólogos, por apoyar un proyecto que me cambió la vida. Gracias a Víctor Vargas y a Vicente Rodríguez, por sus enseñanzas y su paciencia ante mi insistencia por inventar especies nuevas. A Gaby, por ser mi amiga, mi socia y mi respaldo.

A Carlos Martorell, mi nuevo tutor, por la oportunidad de empezar un nuevo camino, por la confianza y las palabras de aliento. A mis nuevos compañeros, por ser, ya de por sí, sin siquiera haber empezado, tan pacientes conmigo. Gracias a todos por tan buen recibimiento.

A las personas que se han ido, pero que me han dejado el ejemplo de cómo es que hay que vivir esta vida. Y a las personas que recién llegan a mi vida para estar en ella de manera definitiva.

Y, en resumen, a *toda mi gente*. Estas palabras no serán nunca suficientes. Ustedes me construyen y me sostienen. Gracias.

## Resumen

Los cangrejos ermitaños tienen abdomen blando, por lo que ocupan conchas de gasterópodos como refugios externos. Los cangrejos seleccionan sus conchas bajo múltiples criterios y es un recurso que resulta determinante en aspectos de su biología como la tasa de crecimiento, la fecundidad y el éxito copulatorio. *Calcinus californiensis* coexiste en costas rocosas junto con los gasterópodos. Ambos tipos de organismos se enfrentan a un gradiente de estrés ambiental y biológico que recorre el intermareal de la zona protegida del oleaje a la zona expuesta, y utilizan la concha como una forma de contrarrestar, minimizar o evitar los efectos de tal estrés. Los cangrejos ermitaños tienen un patrón definido de ocupación de conchas a lo largo del gradiente intermareal, donde los cangrejos que habitan en la zona expuesta al oleaje tienden a ocupar conchas de la misma especie de gasterópodo relativamente más pesadas con respecto a sus dimensiones lineales que los cangrejos ermitaños de la zona más protegida del oleaje. La existencia de estas diferencias podría ser resultado los gasterópodos muestran plasticidad fenotípica en la forma y/o en la cantidad de material depositado en las conchas como respuesta a presiones selectivas impuestas por el intermareal, y de que los cangrejos son capaces de aprovechar tal variación fenotípica en el mismo sentido en el que actúan las presiones selectivas para los gasterópodos. En este trabajo se analizó la variación en la forma, en la densidad y en la talla de las conchas producidas por tres especies de gasterópodos (*Mancinella triangularis*, *Stramonita biserialis* y *Cantharus sanguinolentus*) y de las conchas de las mismas especies ocupadas por cangrejos en las zonas protegidas y expuestas del intermareal.

# Contenido

<b>Introducción</b> .....	1
<i>El ambiente intermareal</i> .....	1
<i>Desafíos que impone el ambiente intermareal</i> .....	2
<i>Respuesta biológica al ambiente intermareal</i> .....	3
<i>Biología general de los cangrejos ermitaños y la ocupación de conchas de gasterópodo</i> .....	4
<i>Biología general de los gasterópodos marinos</i> .....	7
<i>La plasticidad fenotípica</i> .....	8
<i>Respuestas plásticas de los gasterópodos a la depredación en el intermareal</i> .....	9
<b>Planteamiento del problema</b> .....	11
<b>Objetivos</b> .....	11
<b>Hipótesis</b> .....	12
<b>Predicciones</b> .....	12
<b>Métodos</b> .....	13
<i>Sitio de estudio</i> .....	13
<i>Colecta y mantenimiento</i> .....	13
<i>Trabajo de campo</i> .....	14
<i>Trabajo de gabinete</i> .....	15
<i>Análisis</i> .....	15
<b>Resultados</b> .....	19
<i>Mancinella triangularis</i> .....	19
<i>Stramonita biserialis</i> .....	21
<i>Cantharus sanguinolentus</i> .....	25
<b>Discusión</b> .....	28
<i>Mancinella triangularis</i> .....	28
<i>Stramonita biserialis</i> .....	33
<i>Cantharus sanguinolentus</i> .....	36
<b>Conclusiones</b> .....	38
<b>Referencias</b> .....	40



## Introducción

### *El ambiente intermareal.*

El intermareal es la zona que está delimitada por las líneas de marea alta y de marea baja (Ricketts *et al.*, 1985). En la zona del intermareal se generan gradientes de factores ambientales, como la humedad, la temperatura, la acción del oleaje y la salinidad, que resultan de la interface del agua y el aire (Newell, 1979; Ricketts *et al.*, 1985). Esta alta heterogeneidad ambiental favorece la formación de comunidades bióticas complejas a todo lo largo, ancho y profundo del intermareal. La alta variación ambiental y la alta diversidad biológica presentes en el intermareal representan un desafío para la supervivencia de las especies que ahí habitan, de forma que éstas se distribuyen a lo largo del intermareal dependiendo de su habilidad para sobrellevar la variación de los factores físicos y la interacción con otros organismos (Ricketts *et al.*, 1985; Raffaelli y Hawkins, 1999).

Es posible reconocer un esquema de zonificación universal de las costas (Rafaelli y Hawkins, 1999). Ricketts, Calvin y Hedgpeth (1985) distinguen cuatro zonas: la zona 1, el horizonte superior, que va de la zona alcanzada sólo por el rocío de las olas a la media de todas las mareas altas; la zona 2, la zona de marea alta, delimitada en el margen superior por la media de las mareas altas, y en el margen inferior por la media de la marea baja diaria más alta, que es un poco más bajo que el nivel medio del mar; la zona 3, la zona media, que está entre el nivel medio de la marea baja diaria más alta y más baja (que suele ser el cero en las tablas de marea), es la zona que se puede cubrir y descubrir dos veces al día; y la zona 4, el horizonte inferior, descubierta sólo durante las mareas más bajas del mes (Figura 1). En este trabajo, la zona 2 y la zona 3 se clasificaron como zona protegida del oleaje y zona expuesta al oleaje, respectivamente. En cada costa particular, este esquema se amplifica por el régimen de mareas, que mueve el nivel del agua de forma periódica, aumentando el espacio disponible para el establecimiento de cada tipo de organismo (Rafaelli y Hawkins, 1999).

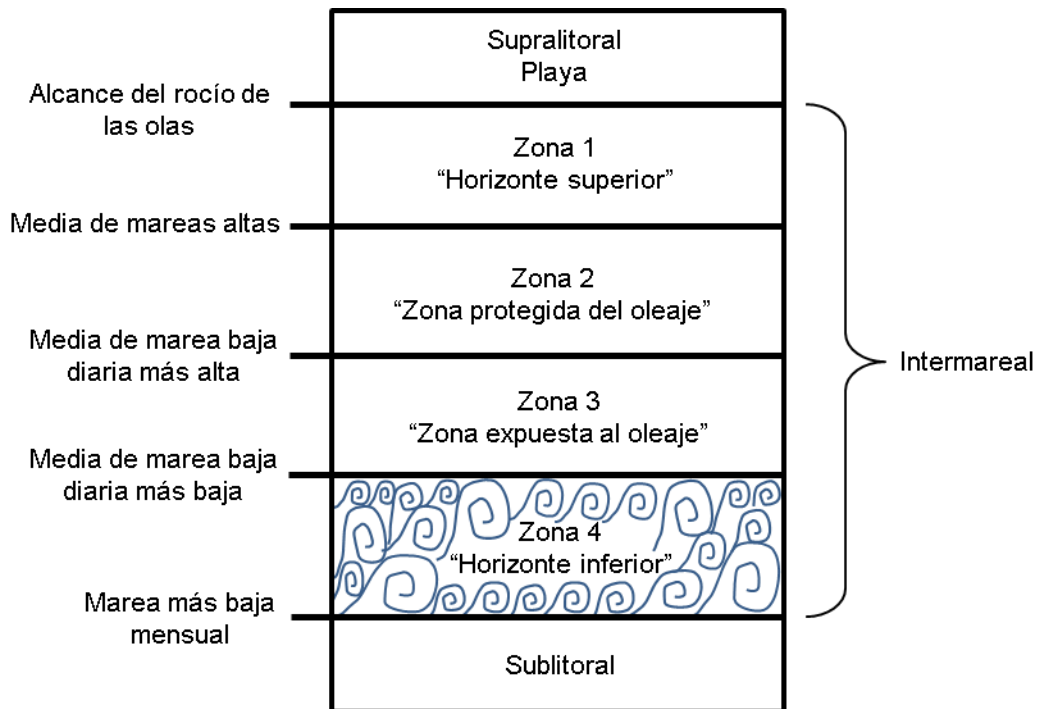


Figura 1. Esquema de zonificación del intermareal propuesto por Ricketts *et al.* (1985). Para cada zona, se especifican las líneas que la delimitan. En este estudio, la Zona 2 es denominada "Zona protegida del oleaje" y la Zona 3 como "Zona expuesta al oleaje". La zona 1 tiene poco contacto con el agua, mientras que en la zona 4 es en donde se da la mayor acción del oleaje.

### *Desafíos que impone el ambiente intermareal.*

La desecación, la temperatura y la salinidad son tres de los factores ambientales que generan estrés fisiológico en los organismos y que determinan la distribución de éstos a lo largo del intermareal. (Connel, 1961; Connel, 1970). La severidad del estrés de desecación está establecida por el tiempo que los organismos se encuentran más expuestos a condiciones de altas temperaturas, baja humedad y alta exposición al aire, predominantes en la zona protegida del oleaje. De igual forma, el estrés generado por la temperatura y la salinidad depende del tiempo que los organismos se encuentren expuestos al aire o sumergidos en pozas de marea que se forman durante la marea baja, y es más probable que suceda cuando los organismos se encuentran en la zona protegida (Ricketts *et al.*, 1985).

Otros factores que intervienen en la distribución de las especies son la fuerza del oleaje y la irregularidad topográfica. La fuerza que generan las olas rompientes representa un enorme desafío en el tema de adhesión al sustrato, tanto para organismos sésiles como móviles (Rafaelli y Hawkins, 1999). En un flujo de agua, los organismos están expuestos a la aceleración del flujo de agua, así como a fuerzas de arrastre y empuje

(Denny *et al.*, 1985). El arrastre total depende de la velocidad del agua, se correlaciona positivamente con el área del organismo expuesta al flujo y, en menor medida, de manera negativa con la masa del organismo (Denny *et al.*, 1985; Bell y Gosline, 1997). En las zonas en las que el impacto de las olas es más severo, la velocidad del agua puede llegar a ser de hasta  $178 \text{ cm s}^{-1}$  (Argüelles-Tico *et al.*, 2009; Arce y Alcaraz, 2011) y el arrastre que tales flujos generan expone a los organismos al riesgo de ser desprendidos del sustrato (Denny *et al.*, 1985; Trussell *et al.*, 1993). La irregularidad topográfica es particularmente importante en estos casos, dado que puede disipar la acción de las olas, determinar el tiempo de drenaje de un área y crear sitios de refugio para los organismos (Newell, 1979; Ricketts *et al.*, 1985).

La depredación es otro elemento determinante en la distribución de los organismos en la zona intermareal. En las zonas más desafiantes para los organismos, localizadas en el horizonte superior y en el inferior, según la zonificación de Ricketts y sus colaboradores (1985; Figura 1), suelen ser zonas con muy baja depredación porque, debido al alto estrés físico, los tiempos de forrajeo de los depredadores suelen limitarse a tiempos cortos para evitar que su eficiencia de consumo se comprometa (Menge, 1978; Robles *et al.*, 2001). Los depredadores son importantes en la estructuración de comunidades establecidas en la zona protegida del oleaje y en la zona expuesta al oleaje (Rafaelli y Hawkins, 1999). En la costa del Atlántico en Gran Bretaña, Silva y sus colaboradores (2010) encontraron mayor diversidad de cangrejos depredadores en la zona protegida del oleaje que en la zona expuesta. En este trabajo mostraron que los crustáceos decápodos que habitan en la zona expuesta al oleaje son más robustos, pero existen en mucha menor densidad, por lo que suponen que la presión de depredación que éstos ejercen es relativamente baja comparada con la que existe en la zona protegida del oleaje. La costa rocosa en la que este trabajo se llevó a cabo tiene condiciones similares a las que describen Silva y colaboradores (2010).

### *Respuesta biológica al ambiente intermareal.*

Para sobrevivir en el intermareal, los organismos presentan una amplia gama de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales. En particular, como respuesta a los efectos del oleaje y la depredación, los organismos pueden restringir su distribución a sitios en donde los efectos de esos factores se minimicen (Rafaelli y Hawkins, 1999; Menge y Branch, 2001). Los organismos móviles pueden modular esta distribución a través de la locomoción y por la selección de microhábitats específicos (Lau y Martínez, 2003; Bach y Hazlett, 2009; Blamey y Branch, 2009). Por otro lado, los organismos sésiles

o con baja movilidad tienden a utilizar otras estrategias, tales como la plasticidad fenotípica, que suele incluir la modificación de caracteres morfológicos (Vermeij, 1973; Trussell, 1996, 1997; Bell y Gosline, 1997; Denny, 2000; Brookes y Rochette, 2007).

Estos aspectos se pueden ejemplificar con dos grupos de organismos que mantienen una interacción estrecha en la zona intermareal: los cangrejos ermitaños y los gasterópodos marinos. Los cangrejos ermitaños se pueden desplazar a diferentes sitios dependiendo de la concha que ocupan, o bien, conseguir una concha que les favorezca de acuerdo al lugar del intermareal que habitan. En particular, *Calcinus californiensis* ocupa conchas de tipo cónico que reducen las fuerzas de arrastre en zonas donde la influencia del oleaje es elevada, y tiende a utilizar conchas globosas en zonas protegidas del oleaje (Casillas, 2011). En contraste, debido a la baja movilidad de los gasterópodos, éstos suelen recurrir a una modificación de la forma y de la fuerza de adhesión del pie para contrarrestar los efectos de la fuerza de las olas (Kitching *et al.*, 1966; Trussell, 1997; Powers y Kittinger, 2002; Rilov *et al.*, 2004). Además, pueden modificar la estructura de la concha de acuerdo a la presión de depredación ejercida en el sitio en donde habitan (Vermeij, 1982b; Trussell, 1996; Brookes y Rochette, 2007).

La variación interespecífica (diferentes especies) e intraespecífica (plasticidad fenotípica) de las conchas de los gasterópodos es un componente fundamental en la biología y en la dinámica poblacional de los cangrejos ermitaños, pues determina aspectos relacionados a la reproducción (Childress, 1972; Bach *et al.*, 1976; Fotheringham, 1976b) y al crecimiento (Markham, 1968; Fotheringham, 1976a, 1976b) por medio de características como el volumen interno y el peso relativo de la concha, y a la protección ante depredadores (Vance, 1972a; Hazlett, 1981) por medio de características como el grosor, la arquitectura y el tamaño de la apertura.

### *Biología general de cangrejos ermitaños y la ocupación de conchas de gasterópodo.*

Los cangrejos ermitaños son crustáceos decápodos anomuros. Los miembros de la familia Diogenidae tienen abdomen blando asimétrico y la quela izquierda más grande (Figura 2; Provenzano y Anthony, 1959). La falta de calcificación en el abdomen obliga a los ermitaños a ocupar refugios externos, que comúnmente son conchas de gasterópodos, aunque también se han encontrado en otros refugios poco usuales como tubos de poliquetos, conchas de bivalvos o de balanos (Imafuku y Ando, 1999; Garcia *et al.*, 2003).

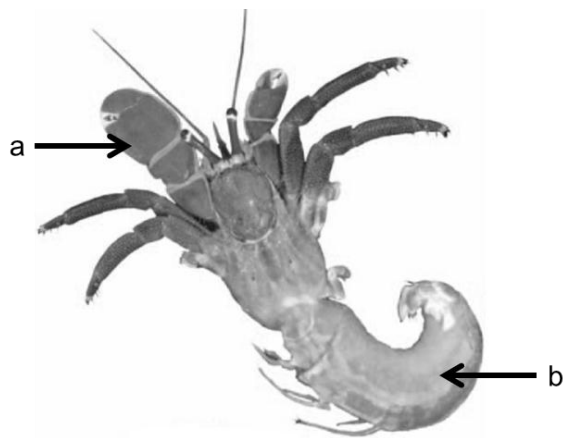


Figura 2. Diagrama de un cangrejo ermitaño de la familia Diogenidae donde se señala la quela izquierda (a) y el abdomen blando asimétrico (b) (Modificado de Poupin y Bouchard, 2006).

La ocupación de conchas es un aspecto muy relevante de la biología de los ermitaños, pues provee a los cangrejos de un microambiente específico que ayuda a disminuir o contrarrestar los efectos del estrés que representa el ambiente del intermareal (Reese, 1969; Bertness, 1981). Dado que no se ha reportado que los ermitaños maten al gasterópodo para obtener su concha, las conchas vacías suelen ser un recurso limitado por su poca disponibilidad, lo que genera una intensa competencia entre los individuos (Reese, 1962; Vance, 1972a, 1972b; Bach *et al.*, 1976; Kellogg, 1976; Scully, 1979). Con frecuencia, los ermitaños de mayor talla ocupan conchas poco adecuadas o de especies poco preferidas, desplazando a individuos medianos a tallas menores, y así sucesivamente, en una dinámica que Chase y Weissburg (1988) propusieron como la teoría de la cadena de vacantes (Vance, 1972a; Bertness, 1981). En otros casos, los cangrejos pueden obtener la concha por combates con otros cangrejos (Vance, 1972a; Hazlett, 1978).

La ocupación de distintos tipos de conchas de gasterópodos está moldeada por factores propios de los cangrejos, como la preferencia específica de la especie de cangrejo (Reese, 1962), las tallas y la competencia intra e interespecífica (Bertness, 1980; Hazlett, 1981). También hay factores propios de las conchas que intervienen en la ocupación, como la disponibilidad local de las especies de conchas (Reese, 1962; Bertness, 1980), el desgaste sufrido (LaBarbera y Merz, 1992) y la arquitectura de cada especie (Morris, 1969; Keen, 1971; Skoglund, 2001).

La ventaja defensiva que cada tipo de concha le provee al ermitaño depende del tipo de depredador al que se enfrenta (Vermeij, 1987). Por ejemplo, los depredadores que acceden a través de la apertura para extraer a la presa, que son regularmente crustáceos, y quienes manipulan y fracturan la apertura de la concha con sus quelípedos para alcanzar a extraer al ermitaño, se ven obstaculizados por conchas gruesas, con una apertura pequeña y engrosada (Conover, 1978; Rotjan *et al.*, 2004). A los peces, que, por otro lado, utilizan la estrategia de rompimiento pre-digestivo usando sus mandíbulas para aplicar fuerza en porciones específicas de la concha, se les dificulta fracturar conchas con paredes gruesas y con una arquitectura externa reforzada por espinas (Palmer, 1979). Muchos crustáceos también son importantes rompedores de conchas, y lo logran a través de la especialización de sus quelas; en este caso, las conchas con estructuras que dificultan la manipulación son una defensa exitosa (Vermeij, 1987). No obstante, cuando los depredadores tienen un tamaño que les permite romper prácticamente cualquier concha, la estrategia de defensa por selección de cierta arquitectura de concha resulta ineficiente y el cangrejo ermitaño tiene que recurrir a una respuesta de escape (Bertness, 1981; Scarrat y Godin, 1992).

Como defensa ante la depredación, el estado físico en que se encuentra la concha es un aspecto decisivo para la supervivencia del individuo. Contrario a los gasterópodos, los cangrejos ermitaños no tienen ningún mecanismo para mantener o reparar la concha que han adquirido, por lo que los daños mecánicos o provocados por la disolución, la abrasión y los parásitos pueden comprometer las propiedades mecánicas de la concha, haciéndola más susceptible a la fractura. En tal caso, es posible que existan dos conchas con forma y tamaños idénticos, pero que difieran drásticamente en la resistencia al ataque de depredadores debido al grado de desgaste sufrido (LaBarbera y Merz, 1992).

La concha ocupada es fundamental para atenuar el estrés físico que genera el oleaje. Debido a la influencia de las fuerzas de arrastre y de empuje en zonas donde la acción del oleaje es alta, los organismos con una menor relación peso/área expuesta (relativamente grandes y de menor peso) tienen una mayor probabilidad de ser desprendidos del sustrato (Gaylord *et al.*, 1994; Lau y Martinez, 2003). Argüelles-Tico *et al.* (2009) mostraron que los cangrejos ocupan conchas con arquitectura diferente entre los sitios con distintos grados de exposición al oleaje, donde las conchas más ocupadas en la zona expuesta al oleaje fueron las que presentaron una mayor relación peso/área expuesta, que suelen ser las conchas cónicas y turbinadas. Estas mismas restricciones de tamaño en relación al flujo se han estudiado para lapas, erizos, corales y mejillones (Denny *et al.*, 1985; Denny y Blanchette, 2000). El mismo patrón de ocupación en sitios expuestos al

oleaje se reportó para *Calcinus seurati* (Hahn, 1998), lo que sugiere que las conchas más pesadas y de menor área expuesta proveen ventajas para los cangrejos en sitios donde el riesgo de ser desprendido del sustrato es mayor.

Arce y Alcaraz (2011) probaron que las conchas de una misma especie de gasterópodo con dimensiones similares son más pesadas en la zona expuesta al oleaje respecto a las que son ocupadas en la zona protegida. Considerando que los cangrejos ermitaños pueden discriminar entre conchas de la misma especie con diferente peso (Reese, 1962), estos resultados pueden significar que estos cangrejos usan conchas más gruesas y pesadas en la zona expuesta al oleaje, que podrían otorgar altos beneficios hidrodinámicos y anti-depredatorios que compensarían los grandes costos energéticos de ocupar conchas de ese tipo (Arce y Alcaraz, 2011). Estas diferencias entre las conchas de ambas zonas pueden ser anteriores a la ocupación por ermitaños y estar relacionadas con un polimorfismo de las conchas producido por los gasterópodos, que más tarde los cangrejos ermitaños son capaces de explotar (Arce y Alcaraz, 2011).

### *Biología general de gasterópodos marinos.*

Los gasterópodos marinos son moluscos asimétricos de la subclase Prosobranchia. Tienen un pie muscular que usan para arrastrarse sobre el sustrato, la mayoría presenta un opérculo cerca de la apertura de la concha y una glándula pedal productora de moco que contribuye a la adhesión al sustrato (Brusca y Brusca, 2003; Aktipis *et al.*, 2008). Como la gran mayoría de los moluscos, los gasterópodos tienen un órgano llamado manto, compuesto por una capa gruesa de epidermis que tiene glándulas que secretan material calcáreo para producir una concha dentro de la cual pueden retraer su cuerpo (Figura 3). La concha está hecha de carbonato de calcio producido extracelularmente, establecido en capas y, en ocasiones, cubierto por una superficie orgánica llamada periostraco, compuesta por una proteína llamada conquiolina. Las capas de calcio también incorporan conquiolina para ayudar a unir los cristales calcáreos (Brusca y Brusca, 2003; Aktipis *et al.*, 2008).

La apertura de la concha es el orificio por el que el gasterópodo interactúa con el ambiente. Está delimitada en la orilla por el labio de la apertura. Los gasterópodos que viven en sustratos duros, como las rocas de un intermareal, tienen una apertura plana que acomoda al pie justo debajo del margen de la apertura y sella al organismo contra el sustrato, protegiéndolo (McNair *et al.*, 1981).

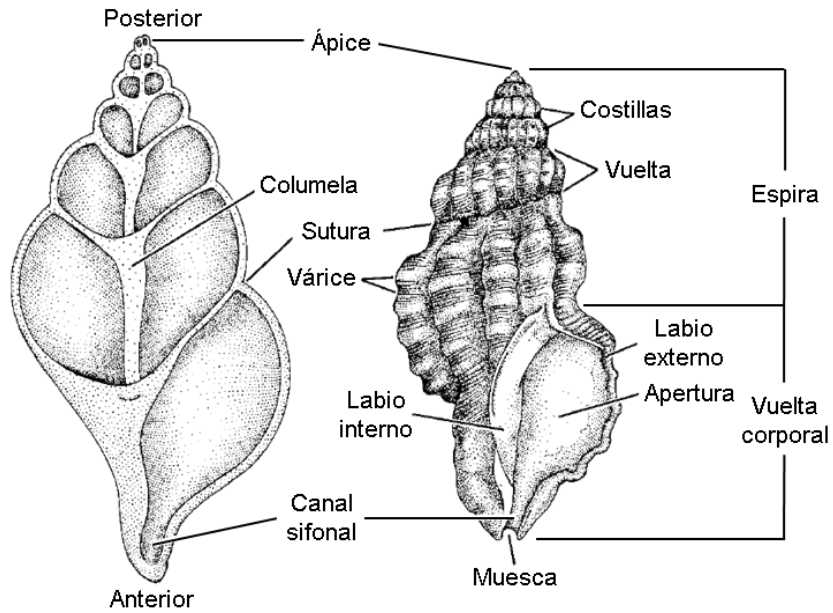


Figura 3. Diagrama de la vista ventral interna y externa de una concha de gasterópodo (Modificado de Brusca y Brusca, 2003).

Los gasterópodos poseen mecanismos para reparar su concha en caso de daños menores (Blundon y Vermeij, 1983; Reed-Miller, 1983). Además, los gasterópodos previenen el asentamiento de cierta clase de epibiontes (Hazlett, 1981). Todo esto le permite al gasterópodo mantener la concha en buen estado. Sin embargo, en el momento en el que el gasterópodo muere, la concha comienza a perder minerales y se debilita (LaBarbera y Merz, 1992).

### *La plasticidad fenotípica.*

La plasticidad fenotípica es la habilidad de un genotipo de producir diferentes formas alternativas de morfología, fisiología o comportamiento en respuesta a las condiciones ambientales (West-Eberhard, 1989). Al conjunto de valores fenotípicos de un genotipo que se expresan en diferentes ambientes se le conoce como norma de reacción. Cuando las normas de reacción de diferentes genotipos en varios ambientes no son paralelas, existe variación fenotípica debida a la interacción del genotipo con el ambiente (Futuyma, 2005). Las respuestas plásticas pueden iniciarse por algún estímulo o señal ambiental, y pueden ser sumamente específicas o muy generales (Whitman y Agrawal, 2009). La plasticidad fenotípica conlleva costos, como los de mantener los mecanismos sensoriales y regulatorios, los de producir estructuras inducibles (por ejemplo, estructuras de defensa en presencia de depredadores) y costos genéticos (DeWitt *et al.*, 1998). Las respuestas



plásticas también conllevan disyuntivas cuando están sujetas a presiones selectivas conflictivas (Whitman y Agrawal, 2009).

Muchas interacciones ecológicas están mediadas por la plasticidad fenotípica de un primer grupo de organismos en respuesta a un segundo grupo de organismos (Agrawal, 2001). La plasticidad que expresa un miembro de una comunidad crea un ambiente biótico variable que puede favorecer a la evolución de la plasticidad en otros miembros de la comunidad (Fordyce, 2006). Por ejemplo, la expresión de respuestas plásticas confiables por un grupo de miembros de la comunidad a través de los ambientes bióticos provee una oportunidad para que en el segundo grupo de participantes evolucionen estrategias que aminoren, eviten o alteren la respuesta fenotípica anticipada del primer grupo de participantes en la interacción. La habilidad que tiene un primer grupo de organismos de alterar su fenotipo provee la oportunidad al otro grupo de entrar a una nueva zona adaptativa, facilitando la diversificación del linaje, beneficiando a un intervalo de tolerancia más amplio para el carácter plástico en la otra población o seleccionando la capacidad para expresar respuestas plásticas contrarias (Agrawal, 2001; Fordyce, 2006).

El papel de la plasticidad fenotípica en interacciones entre organismos ha sido muy documentado en el caso de los gasterópodos y sus cangrejos depredadores. A partir de una larga historia evolutiva con sus depredadores, los gasterópodos marinos han producido una variedad de adaptaciones morfológicas y de comportamiento que reducen la susceptibilidad a la depredación (Vermeij, 1978; Vermeij, 1987). Una de sus defensas más exitosas y más ampliamente documentadas es la modificación del fenotipo de la concha como resultado de la exposición a distintos tipos de depredadores (Hughes y Elnor, 1979; Palmer, 1985; Vermeij, 1982a; Appleton y Palmer, 1988; Trussell, 1996; Brookes y Rochette, 2007). Esta estrategia de defensa representa una fuerte presión de selección para los crustáceos decápodos depredadores, quienes, a su vez, muestran una gran diversificación de la morfología de las quelas, resultando en un proceso de “carrera armamentista” entre ambos linajes (Vermeij, 1987).

### *Respuestas plásticas de los gasterópodos a la depredación en el intermareal.*

Los gasterópodos recurren a distintas tácticas para defenderse de sus depredadores. La depredación por ingestión del animal completo es común por parte de aves, está limitada a tamaños de presas pequeños, y, en comparación con la depredación por organismos marinos, es mínima (Vermeij, 1978). En cambio, la depredación ejercida por peces y cangrejos decápodos es mucho más importante. Durante la marea alta en zonas tropicales, los gasterópodos utilizan refugios y evitan forrajear como estrategia para

disminuir el riesgo de ser depredados por peces (Bertness *et al.*, 1981). La utilización de esta estrategia es utilizada por otros organismos del intermareal, como los cangrejos depredadores de los gasterópodos, por lo que los gasterópodos comúnmente coinciden con sus depredadores en sus tiempos de forrajeo (Bertness y Cunningham, 1981). Como estrategia de defensa ante los crustáceos depredadores, los gasterópodos son capaces de producir modificaciones en su concha (Bertness *et al.*, 1981).

Los caracteres de la concha que están involucrados de manera más importante en la defensa anti-depredatoria son el tamaño, el grosor y la arquitectura, dependiendo de la estrategia que utiliza el depredador (Vermeij, 1987). La producción de fenotipos diferentes puede observarse a lo largo del intermareal como resultado de la exposición a diferentes intensidades de depredación (Boulding, 1999). Las conchas de los animales que viven en microambientes protegidos del oleaje son más gruesas, con un labio de la apertura engrosado, el área de la apertura y la espira reducidas (Vermeij, 1982b; Vermeij, 1987; Trussell, 2000), lo que las hace más resistentes a la fractura en comparación con las conchas de los animales en las zonas más expuestas al oleaje (Bertness y Cunningham, 1981; Currey y Hughes, 1982), como lo demostró Palmer (1985) en individuos de *Thais lamellosa*. El engrosamiento del labio de la apertura y la reducción del área de ésta contribuye a evitar la depredación por los cangrejos que insertan sus quelas para extraer al organismo (Bertness y Cunningham, 1981; Edgell y Miyashita, 2009).

Si la producción de las defensas anti-depredatorias que involucran la deposición de matriz orgánica en las conchas fuera continua, resultaría energéticamente costoso pues reduce la tasa de crecimiento corporal del gasterópodo (Palmer, 1981, 1985; Trussell, 2000). Para evitarlo, los animales producen el fenotipo engrosado de sólo cuando se exponen a señales de depredadores o de con-específicos dañados (Appleton y Palmer, 1988). En ambientes habitados por depredadores con estrategias contrastantes, que sucede comúnmente, puede ser peligroso tener respuestas depredador-específicas a señales generales de riesgo, por lo que los organismos sólo exhiben las defensas cuando se exponen a señales del depredador junto con señales de con-específicos dañados (Bourdeau, 2010). Bourdeau (2009) demostró que los gasterópodos son capaces de discriminar entre diferentes depredadores y que, en presencia de ambos, producen una respuesta direccional que sugiere que optimizan su fenotipo para protegerse del depredador más peligroso.

## Planteamiento del problema

Arce y Alcaraz (2011) comprobaron que los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* tienen un patrón definido de ocupación de conchas a lo largo del gradiente intermareal, donde los cangrejos que habitan en la zona expuesta al oleaje tienden a ocupar conchas de la misma especie y de tamaños similares que son más pesadas con respecto a las conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños de la zona protegida del oleaje. De existir tales diferencias en las conchas de una misma especie de gasterópodo, éstas podrían ser resultado de la plasticidad fenotípica de los gasterópodos en la formación de sus conchas (forma y/o cantidad de material depositado) como respuesta a presiones selectivas impuestas por el intermareal. De manera similar, el hecho de que los cangrejos ocupen de manera diferencial estas conchas a lo largo del gradiente del intermareal sería indicador de que son capaces de aprovechar tal variación fenotípica en el mismo sentido en el que actúan las presiones selectivas para los gasterópodos.

## Objetivos

El objetivo general de este trabajo es determinar si existe variación fenotípica en las conchas que producen los gasterópodos (*Mancinella triangularis*, *Stramonita biserialis* y *Cantharus sanguinolentus*) de la zona protegida y la zona expuesta al oleaje en un ambiente intermareal, y establecer si los ermitaños son capaces de explotar esta variación de las conchas a través de la ocupación diferencial de éstas en las distintas zonas de influencia del oleaje.

Los objetivos particulares de este trabajo son:

- Determinar si existe variación en la forma, densidad o talla en las conchas de los gasterópodos que habitan en la zona protegida con respecto a las conchas de los gasterópodos de la zona expuesta al oleaje del intermareal rocoso.
- Determinar si las conchas que ocupan los cangrejos ermitaños en la zona protegida difieren en forma, densidad o talla de las conchas de la misma especie que ocupan en la zona expuesta del intermareal.
- Comparar la variación en los caracteres analizados en las conchas que producen los gasterópodos con la variación observada en las conchas que ocupan los cangrejos ermitaños en las dos zonas de influencia del oleaje.

## Hipótesis

- Si los gasterópodos marinos presentan un patrón distinguido de variantes fenotípicas en la concha que producen en las dos zonas de influencia del oleaje como respuesta a las presiones selectivas de este ambiente, entonces los cangrejos mostrarán un patrón similar de ocupación de variantes fenotípicas de la concha a lo largo del intermareal debido a que las ventajas que este recurso les confiere ante los desafíos del ambiente intermareal son parecidas a las ventajas que les confiere a los gasterópodos.

## Predicciones

- La forma de las conchas de los cangrejos ermitaños y de los gasterópodos que habitan en la zona protegida del oleaje, donde la presión de depredación es mayor, mostrará defensas anti-depredatorias, como reducción de la espira, reducción del área de la apertura, engrosamiento de las paredes y del labio de la apertura.
- Como defensa ante los depredadores que fracturan las conchas, las conchas de los individuos que habitan en la zona protegida del oleaje tenderán a ser más densas que las conchas de los individuos que habitan en la zona expuesta del oleaje.
- Las conchas ocupadas por los cangrejos en ambas zonas del intermareal serán menos densas que las conchas producidas por los gasterópodos vivos como consecuencia del desgaste.
- Las conchas de los cangrejos ermitaños y los gasterópodos que habitan en la zona expuesta al oleaje serán más pequeños que los organismos de la zona protegida del oleaje como una estrategia para disminuir el arrastre generado por el flujo del agua.
- Los organismos que habitan en la zona protegida del oleaje serán más grandes que los organismos de la zona expuesta como una estrategia para evitar la depredación, o bien, como consecuencia de que los individuos pequeños hayan sido depredados.

## Métodos

### *Sitio de estudio.*

Este estudio fue realizado en el intermareal rocoso de Troncones, Guerrero, México, que se encuentra en la latitud  $17^{\circ}47'35.0''$  y la longitud  $101^{\circ}44'46.6''$ . Es una playa compuesta por rocas sedimentarias y volcano-sedimentarias del Cuaternario, con una superficie compuesta por macizos fijos, de textura áspera y gran cantidad de fisuras y grietas, con una pendiente promedio de  $28^{\circ}$  (García *et al.*, 2004; Figura 4).

En este estudio sólo se trabajó en la zona 2 y 3 del esquema propuesto por Ricketts *et al.* (1985), clasificadas como zona protegida del oleaje y zona expuesta al oleaje, respectivamente (Figura 1). En la zona de estudio en la que se realizó este trabajo, la zona 1 difícilmente está en contacto con el agua, mientras que a la zona 4 es muy difícil acceder, pues es donde está la mayor acción del oleaje (Figura 4).



Figura 4. Localización geográfica del intermareal de Troncones, Guerrero y fotografía que muestra la composición rocosa del terreno (Mapa tomado de Google Maps).

### *Colecta y mantenimiento.*

Los cangrejos ermitaños utilizados en este estudio fueron de la especie *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898, un habitante del intermareal del este del Pacífico que se distribuye desde el Golfo de California hasta El Salvador (Poupin y Bouchard, 2006). Se estudiaron también gasterópodos de las especies *Mancinella triangularis* Blainville, 1832, *Stramonita biserialis* Blainville, 1832 y *Cantharus sanguinolentus* Ducloux, 1833 (Figura 5).

Los organismos se colectaron del 12 al 16 de septiembre del 2010 con el método de vagabundeo durante la marea baja en la zona protegida y en la zona expuesta al oleaje. Se distinguió la zona expuesta al oleaje, o de marea baja, a partir de donde se observaron erizos de mar del género *Strongylocentrotus* (Ricketts *et al.*, 1985). La colecta se realizó en gasterópodos de las especies *M. triangularis*, *S. biserialis* y *C. sanguinolentus* y en cangrejos ermitaños ocupando conchas de las mismas especies de gasterópodo colectadas. Las tres especies se identificaron de acuerdo a Morris (1969) y Keen (1971), y se actualizó su sistemática según Skoglund (2001). Los animales se mantuvieron en tinas de plástico marcadas según la zona de colecta, con agua de mar a temperatura ambiente ( $25 \pm 1$  °C) y con aireación constante.

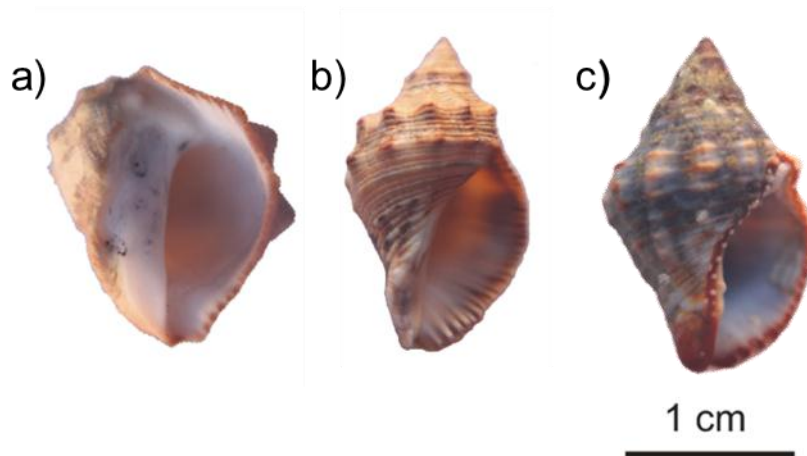


Figura 5. Especies de conchas de gasterópodos utilizadas en este estudio. a) *Mancinella triangularis*, b) *Stramonita biserialis*, c) *Cantharus sanguinolentus*.

### *Trabajo de campo.*

El mismo día de la colecta, los cangrejos fueron obligados a abandonar la concha que ocupaban aplicando calor en el ápice de ésta (Kellogg, 1977). Cada cangrejo fue pesado en una balanza analítica *Ohaus Scout II* y se le otorgó una concha nueva para, posteriormente, ser liberado. Las conchas que ocupaban los cangrejos se secaron (24 hora a temperatura ambiente), se marcaron con plumón indeleble y se pesaron en una balanza analítica. Los gasterópodos fueron sacrificados en el congelador.

Los gasterópodos y las conchas se fotografiaron con una cámara *Casio Exilim EX-F1*, colocando las conchas a 50 cm del lente de la cámara y con la apertura de la concha paralela al lente. Se utilizó una regla graduada cada centímetro como referencia.

### *Trabajo de gabinete.*

Se obtuvo la concha de los gasterópodos extrayendo el cuerpo blando con ayuda de una pinza de disección. En la mayoría de los casos, el cuerpo no salió completo, por lo que las conchas se dejaron remojando en agua 48 horas para suavizar el tejido. Después, se usó una jeringa para arrojar agua a presión y extraer el tejido restante.

Como indicador de la estrategia anti-depredatoria de resistencia a la fractura, se calculó la densidad de la concha a partir de la relación entre la masa y el volumen de agua desplazado por la concha. Para ello, se insertó una pipeta graduada cada 0.1 ml en la punta de una jeringa de 25 ml, se colocó un volumen conocido de agua y se midió el volumen desplazado por la concha cuando era sumergida, que después se dividió entre la masa de la concha.

### *Análisis.*

Se realizó un análisis de morfometría geométrica para determinar las diferencias en la forma de las conchas de una especie de gasterópodo y en las conchas de esa misma especie que ocupan los cangrejos en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

La morfometría geométrica se basa en la medición de la forma de un objeto, es decir, toda la información geométrica que queda cuando la posición, la escala y los efectos rotacionales se filtran de tal objeto (Kendall, 1977). El procedimiento general sugerido por Zelditch *et al.* (2004) comenzó delimitando puntos de referencia, o *landmarks*, que son puntos localizados en unidades anatómicas discretas reconocibles en todos los individuos del estudio. Con estos puntos de referencia se calculó el tamaño del centroide (CS), una variable de tamaño que captura una noción de cambio isométrico de todos los puntos a partir del centro de la forma, y que permite definir la posición de un punto de referencia del individuo con respecto al centro por medio de dos direcciones, X y Y. Así pues, la forma es una característica de toda la configuración de puntos de referencia dado que es el vector entero de todos los coeficientes de los puntos y, por tanto, se utiliza necesariamente estadística multivariada (Zelditch *et al.*, 2004). Después, se alinearon todas las configuraciones de puntos con algún método de superposición y se eligió un método de visualización que permita ver las diferencias en la forma. Debido a que las coordenadas de los puntos de referencia no dan información sobre lo que está pasando entre los puntos, se necesita un método de visualización que permita interpolar la deformación que se da entre los puntos de referencia. El método de visualización de la gradilla de deformación, o *thin-plate spline*, permite interpolar estos cambios, pero,

además, permite obtener un grupo de variables que pueden usarse en pruebas estadísticas convencionales (Rohlf y Marcus, 1993). Estas variables incluyen los componentes uniformes de la deformación, es decir, las transformaciones que describen cambios geoméricamente uniformes a lo largo de toda la configuración de puntos de la forma, así como los componentes no uniformes, que son los *partial warp scores* o valores de la deformación parcial. Estos valores de la deformación parcial son los que describen el cambio espacial en el organismo, lo que significa que hay efectos diferentes en regiones de puntos de referencia en relación a los demás puntos de referencia. Cada deformación parcial describe un patrón de desplazamiento relativo de los puntos de referencia, basado en la localización espacial de los puntos en una forma de referencia (Zelditch *et al.*, 2004).

En este análisis, se digitalizaron 13 puntos de referencia homólogos en las fotografías tomadas para los dos tipos de organismos en ambas zonas del intermareal en cada una de las especies de conchas estudiadas (Figura 6) utilizando el programa **tpsDig** (Rohlf, 2010). Únicamente se utilizaron las conchas en las que los 13 puntos de referencia eran claramente diferenciados (Tabla 1).

Tabla 1. Número de conchas de gasterópodos y cangrejos ermitaños de cada zona de colecta utilizadas para el análisis de morfometría geométrica.

Especie	Gasterópodos		Cangrejos ermitaños	
	Protegida	Expuesta	Protegida	Expuesta
<i>M. triangularis</i>	13	11	28	27
<i>S. biserialis</i>	15	16	22	23
<i>C. sanguinolentus</i>	14	9	24	20

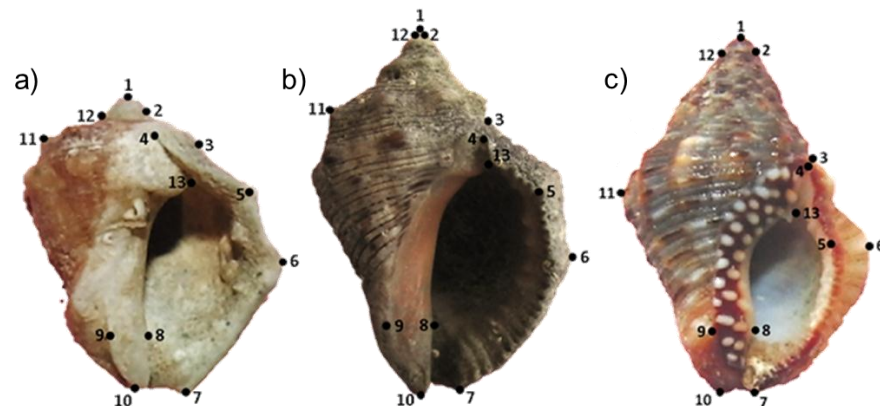


Figura 6. Posición de los 13 puntos de referencia marcados en a) *M. triangularis*, b) *S. biserialis* y c) *C. sanguinolentus* para el análisis de



morfometría geométrica. 1) Ápice, 2) primera espira o vuelta corporal, 3) sutura de la vuelta corporal, 4) canal sifonal, 5) labio, 6) grosor máximo del labio externo, 7) canal sifonal, 8) inicio de la columela, 9) ancho del labio interno, 10) canal sifonal, 11) hombro, 12) primera espira, 13) muesca.

Con el software **tpsRelw** (Rohlf, 1993) se calculó la forma consenso, o promedio, para los dos grupos de organismos en las dos zonas del intermaral y se obtuvieron los valores de deformación promedio a partir del archivo de coordenadas generado por **tpsDig**. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) para reducir la dimensionalidad de los componentes de la forma. Esto resultó en los *relative warp scores* o coeficientes de deformación relativa (RW, por sus siglas en inglés) para cada individuo de cada grupo de organismo por zona colectada, que se utilizan, de forma conjunta, como medida de la forma de la concha. Todos los análisis posteriores se realizaron comparando cada especie de concha consigo misma, nunca con una especie diferente.

Con el fin de analizar la variación en las conchas producidas por gasterópodos de una especie y en las conchas de esa misma especie ocupadas por los cangrejos ermitaños en ambas zonas del intermareal, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANCOVA, por sus siglas en inglés) con dos factores: la zona del intermareal (protegida y expuesta) y el tipo de organismo (gasterópodo y cangrejo ermitaño), y dos co-variables: la densidad y la talla (el tamaño del centroide, CS); se utilizó la forma (los RWs) como variable de respuesta. Se incluyó también la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal. Este análisis se hizo con el programa **Statistica 8.0** (StatSoft, Inc., 2007). A partir de este MANCOVA se calcularon los valores de las medias de las poblaciones corregidos por tamaño de muestra (medias ajustadas por menores cuadrados) para cada valor de RW. En caso de que la variación de la forma de las conchas de los dos organismos resultara significativa entre las distintas zonas, se realizó una prueba *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales para el primer, segundo y tercer RW. Se calcularon hicieron los análisis univariados para los primeros tres RW para conocer el efecto de cada factor y co-variable en cada variable de forma.

Las diferencias morfológicas entre las conchas de los gasterópodos y las ocupadas por los cangrejos en ambas zonas del intermareal se visualizaron graficando los valores de las medias corregidas para los cuatro grupos (gasterópodos de la zona protegida, gasterópodos de la zona expuesta, cangrejos ermitaños de la zona protegida y cangrejos ermitaños de la zona expuesta) con los intervalos de confianza al 95% del primer y segundo RW, que son los que más contribuyen a la varianza total y, por lo tanto, resumen

confiablemente gran cantidad de información acerca de la forma de la concha (Zeldith *et al.*, 2004). Con el software **tpsRelw** se visualizaron las diferencias morfológicas de los cuatro grupos con respecto a la forma consenso con una gradilla de deformación.

Para analizar la variación de la densidad en las conchas producidas por gasterópodos y ocupadas por cangrejos en ambas zonas del intermareal, se realizó un análisis de varianza con dos factores y una co-variable (ANCOVA, por sus siglas en inglés), con la densidad como variable de respuesta, el tipo de organismo y la zona del intermareal como factores, y se incluyó la talla como co-variable en el programa **Statistica**. Se incluyó también la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal. En caso de que la variación de la densidad de las conchas de los dos organismos resultara significativa entre las dos zonas, se realizó una prueba *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales.

Se analizó la variación en la talla de las conchas de los cuatro grupos a través de un ANCOVA con dos factores, con la talla como variable de respuesta, el tipo de organismo y la zona del intermareal como factores. Se incluyó la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal. Este ANCOVA se realizó en el programa **Statistica**.

## Resultados

### *Mancinella triangularis*.

La forma de las conchas de los gasterópodos y la forma de las conchas que ocupan los cangrejos en las dos zonas del intermareal fueron diferentes ( $\Lambda$  de Wilks = 1.981,  $p < 0.05$ , Tabla 2). El grupo de organismo, el tamaño del centroide y la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal tuvieron un efecto significativo en la forma de la concha, pero la densidad no (Tabla 2). En particular, la forma de la concha de los gasterópodos de la zona protegida al oleaje fue diferente a la forma de la concha de los cangrejos de la zona expuesta al oleaje en el primer RW ( $p < 0.05$ ), mientras que la forma de la concha de los cangrejos de la zona protegida fue diferente de la forma de la concha de los cangrejos de la zona expuesta y de los gasterópodos en el segundo RW ( $p < 0.05$ ). La forma de la concha de ningún grupo de organismo fue distinta de otra en el tercer RW. Los resultados univariados de los efectos de cada variable en los primeros tres RWs se muestran en la Tabla 3.

Tabla 2. Resultados del modelo de MANCOVA que examinó la variación entre la forma de las conchas de la especie *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	$\Lambda$ de Wilks	$F$	g. l.	$P$
CS	0.468	2.679	22	< 0.01
Densidad	0.758	0.756	22	> 0.05
Organismo	0.512	2.253	22	< 0.01
Zona	0.544	1.981	22	< 0.05
Organismo*Zona	0.512	2.254	22	< 0.01

Tabla 3. Resultados univariados para los efectos de cada factor y co-variable en las primeras tres variables de forma analizadas por el modelo de MANCOVA que examinó la variación entre la forma de las conchas de *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	RW1		RW2		RW3	
	$F$	$p$	$F$	$P$	$F$	$P$
CS	3.295	> 0.05	21.649	< 0.0001	12.069	> 0.05
Densidad	0.024	> 0.05	0.651	> 0.05	0.838	> 0.05
Organismo	2.976	> 0.05	3.594	> 0.05	1.147	> 0.05

Zona	6.630	< 0.05	6.275	< 0.05	17.750	> 0.05
Organismo*Zona	2.411	> 0.05	6.489	< 0.05	12.533	> 0.05

La varianza explicada por los tres primeros RWs fue de 60.04%, donde cada RW aportó 28.25%, 19.48% y 12.31%, respectivamente. En el RW1, las conchas que producen los gasterópodos en la zona protegida del oleaje presentan un alargamiento de la espira y una reducción en el área de la apertura en comparación con las conchas ocupadas por los cangrejos en la zona expuesta. Aunque las diferencias de la forma de la concha de gasterópodos de la zona protegida del oleaje con respecto a los gasterópodos de la zona expuesta no son estadísticamente significativas en el RW1, cualitativamente puede observarse que difieren de la misma forma que con las conchas de los cangrejos de la zona expuesta. En el RW2 se observa que las conchas que ocupan los cangrejos en la zona protegida del oleaje tienen una mayor área de la apertura con respecto a las conchas que ocupan los cangrejos en la zona expuesta y a las que producen los gasterópodos de esa especie en ambas zonas del intermareal (Figura 7).

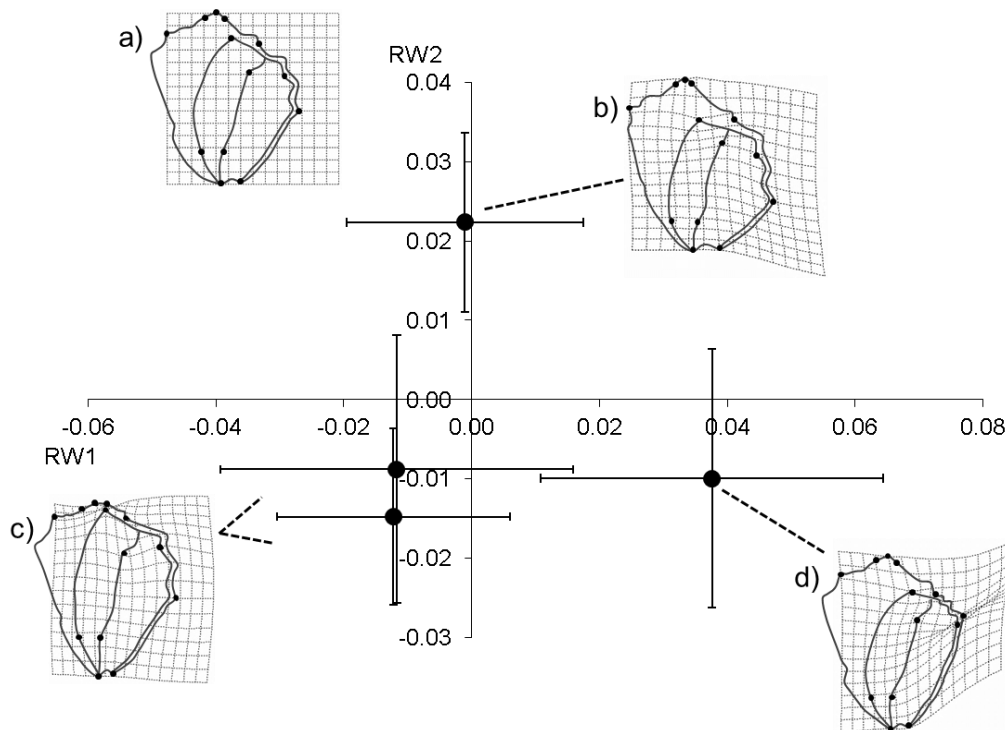


Figura 7. Valores en el primer (RW1) y segundo (RW2) coeficiente de deformación relativa de las formas medias de conchas *Mancinella triangularis* (b) ocupadas por cangrejos en la zona protegida del oleaje, (c) ocupadas por cangrejos y producidas por gasterópodos en la zona expuesta al oleaje y (d) producidas por gasterópodos en la zona protegida del oleaje. Las barras representan el error al 95%. Las mallas de

deformación muestran la desviación de cada grupo con respecto a la forma del consenso general (a).

Se observaron diferencias significativas en la densidad de las conchas *M. triangularis* de los cuatro grupos ( $F = 7.928$ ,  $p < 0.01$ ; Tabla 4). Sólo los gasterópodos de la zona protegida produjeron conchas significativamente más densas que los gasterópodos de la zona expuesta ( $p < 0.05$ ; Tabla 5). La talla no fue diferente entre los dos organismos que habitan en las dos zonas del oleaje ( $F = 0.339$ ,  $p > 0.05$ ; Tabla 6), aunque sí hubo un efecto significativo de la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal sobre esta variable ( $F = 14.948$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla 6). La talla de las conchas que ocupan los cangrejos de la zona protegida es menor a la talla de las conchas de los gasterópodos de esa misma zona y a la talla de las conchas de los cangrejos de la zona expuesta ( $p < 0.001$ ; Tabla 7).

Tabla 4. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la densidad de las conchas de la especie *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
CS	3.944	1	> 0.05
Organismo	0.044	1	> 0.05
Zona	7.928	1	< 0.01
Organismo*Zona	0.957	1	> 0.05

Tabla 5. Media y error estándar de la densidad ( $\text{g ml}^{-1}$ ) de las conchas de la especie *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Organismo	Gasterópodos		Cangrejos ermitaños	
	Protegida	Expuesta	Protegida	Expuesta
Media	3.071	2.738	2.854	2.801
Error estándar	0.068	0.116	0.047	0.063

Tabla 6. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la talla de las conchas de la especie *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
Organismo	2.238	1	> 0.05

Zona	0.339	1	> 0.05
Organismo*Zona	14.948	1	< 0.001

Tabla 7. Media y error estándar del tamaño del centroide de las conchas de la especie *M. triangularis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Organismo	Gasterópodos		Cangrejos ermitaños	
	Protegida	Expuesta	Protegida	Expuesta
Media	534.432	449.159	395.209	510.698
Error estándar	10.916	17.432	30.430	11.230

### *Stramonita biserialis*.

La forma de las conchas de los gasterópodos *S. biserialis* y de las conchas que ocupan los cangrejos en esta misma especie de gasterópodo en las dos zonas del intermareal fue diferente ( $\Lambda$  de Wilks = 0.056,  $p < 0.0001$ , Tabla 8). El grupo de organismo, el tamaño del centroide y la interacción entre el tipo de organismo y la zona del intermareal tuvieron un efecto significativo en la forma de la concha, pero la densidad no (Tabla 8). La forma de las conchas de los gasterópodos de la zona expuesta fue diferente a las otras poblaciones en el primer RW ( $p < 0.001$ ), mientras que en el segundo RW ninguna población fue significativamente diferente. En el tercer RW, las conchas de los cangrejos de la zona protegida fueron diferentes a las conchas de los gasterópodos de la zona protegida ( $p < 0.05$ ). Los resultados univariados de los efectos de cada variable en los primeros tres RWs se muestran en la Tabla 9.

Tabla 8. Resultados del modelo de MANCOVA que examinó la variación en la forma de las conchas de la especie *S. biserialis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	$\Lambda$ de Wilks	$F$	g. l.	$P$
CS	0.376	3.703	22	< 0.0001
Densidad	0.772	0.658	22	> 0.05
Organismo	0.064	32.466	22	< 0.0001
Zona	0.056	37.338	22	< 0.0001
Organismo*Zona	0.044	47.860	22	< 0.0001

Tabla 9. Resultados univariados para los efectos de cada factor y co-variable en las primeras tres variables de forma analizadas por el modelo de MANCOVA que examinó la variación entre la forma

de las conchas de *S. biserialis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	RW1		RW2		RW3	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
CS	9.780	< 0.01	8.724	< 0.01	3.023	> 0.05
Densidad	1.332	> 0.05	0.030	> 0.05	0.151	> 0.05
Organismo	203.995	< 0.0001	12.826	< 0.001	11.300	< 0.01
Zona	301.268	< 0.0001	0.389	> 0.05	0.023	> 0.05
Organismo*Zona	360.003	< 0.0001	0.0001	> 0.05	2.816	> 0.05

La varianza explicada por los tres primeros RWs fue de 79.61%, donde cada RW aportó 55.63%, 12.30% y 11.68%, respectivamente. En el RW1, las conchas de los gasterópodos de la zona expuesta son más anchas y con una zona de la espira más alargada que las conchas de los gasterópodos de la zona protegida y de los cangrejos de ambas zonas. Por otro lado, en el RW3, las conchas de los cangrejos de la zona protegida tienen un área de la apertura más reducida y una espira más grande que las conchas de los gasterópodos de la misma zona de exposición al oleaje (Figura 8).

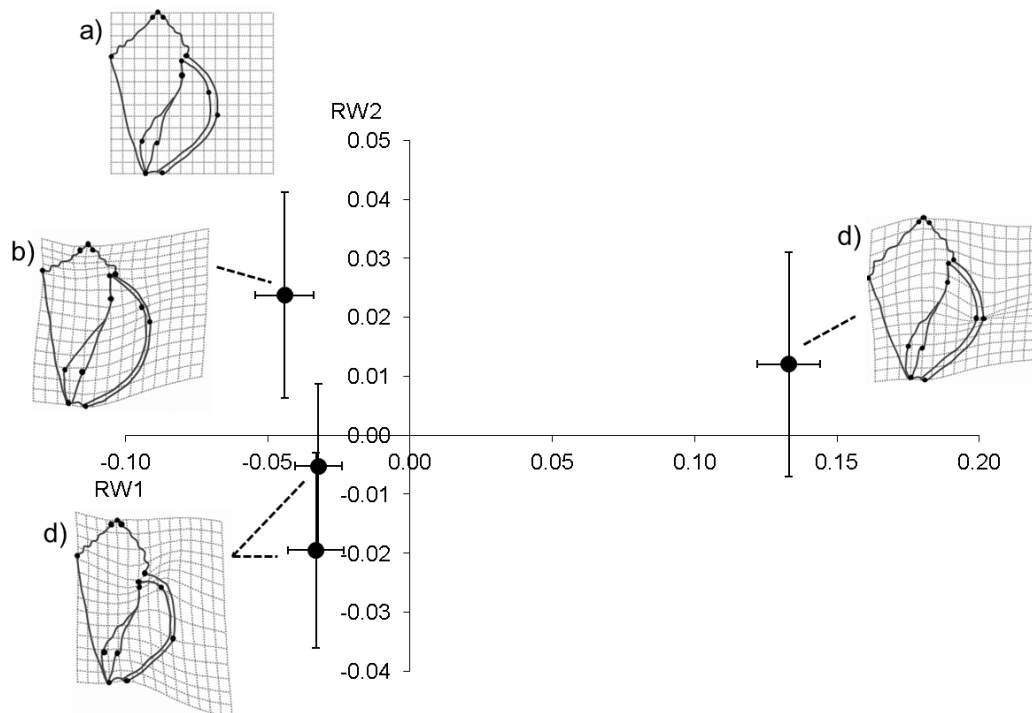


Figura 8. Valores en el primer (RW1) y segundo (RW3) coeficiente de deformación relativa de las formas medias de conchas *Stramonita biserialis* (b) producidas por gasterópodos en la zona protegida del oleaje, (c) producidas por gasterópodos en la

zona expuesta al oleaje y (d) ocupadas por cangrejos en ambas zonas del oleaje. Las barras representan el error al 95%. Las mallas de deformación muestran la desviación de cada grupo con respecto a la forma del consenso general (a).

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de las conchas *S. biserialis* de ninguno de los dos organismos que habitaban en las dos zonas del intermareal (Tabla 10). Sin embargo, la talla tuvo un efecto significativo en la densidad de las conchas ( $F = 0.560$ ,  $p < 0.01$ ; Tabla 10). La talla sí fue diferente entre los dos organismos que habitan en las dos zonas del oleaje ( $F = 15.704$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla 11). El tipo de organismo también tuvo un efecto significativo en la talla. La prueba *post-hoc* de Tukey para medias desiguales indicó que la talla de las conchas que ocupan los cangrejos de la zona protegida es mayor a la talla de las conchas de los otros tres grupos de organismos ( $p < 0.05$ ; Tabla 12), mientras que la talla de las conchas ocupadas por los cangrejos de la zona expuesta es mayor a la talla de las conchas de los gasterópodos de ambas zonas ( $p < 0.05$ ; Tabla 12).

Tabla 10. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la densidad de las conchas de la especie *S. biserialis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
CS	7.256	1	< 0.01
Organismo	1.800	1	> 0.05
Zona	1.428	1	> 0.05
Organismo*Zona	1.363	1	> 0.05

Tabla 11. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la talla de las conchas de la especie *S. biserialis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
Organismo	24.824	1	< 0.00001
Zona	15.704	1	< 0.001
Organismo*Zona	0.024	1	> 0.05

Tabla 12. Media y error estándar del tamaño del centroide de las conchas de la especie *S. biserialis* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Organismo	Gasterópodos	Cangrejos ermitaños
-----------	--------------	---------------------



Zona del intermareal	Protegida	Expuesta	Protegida	Expuesta
Media	628.435	446.337	874.015	677.182
Error estándar	26.049	16.348	73.156	15.898

### *Cantharus sanguinolentus*.

La forma de las conchas que producen los gasterópodos de la especie *Cantharus sanguinolentus* en ambas zonas del intermareal y de las conchas que ocupan los cangrejos en esta misma especie de gasterópodo en las dos zonas del intermareal fue diferente ( $\Lambda$  de Wilks = 0.282,  $p < 0.01$ , Tabla 13). El organismo, el tamaño del centroide, la interacción entre la población y la zona del intermareal y la densidad tuvieron un efecto significativo en la forma de la concha (Tabla 13). Sólo la forma de la concha de los cangrejos de la zona protegida fue diferente a la forma de las conchas de las otras tres poblaciones en el primer RW ( $p < 0.001$ ), mientras que la forma de las conchas de ninguna población fue significativamente diferente en el segundo y tercer RW. Los resultados univariados de los efectos de cada variable en los primeros tres RWs se muestran en la Tabla 14.

Tabla 13. Resultados del modelo de MANCOVA que examinó la variación entre la forma de las conchas de la especie *C. sanguinolentus* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	$\Lambda$ de Wilks	$F$	g. l.	$P$
CS	0.384	2.917	22	< 0.01
Densidad	0.490	1.890	22	< 0.05
Organismo	0.450	2.225	22	< 0.05
Zona	0.282	4.635	22	< 0.0001
Organismo*Zona	0.391	2.834	22	< 0.01

Tabla 14. Resultados univariados para los efectos de cada factor y co-variable en las primeras tres variables de forma analizadas por el modelo de MANCOVA que examinó la variación entre la forma de las conchas de *C. sanguinolentus* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	RW1		RW2		RW3	
	$F$	$P$	$F$	$p$	$F$	$P$
CS	12.069	< 0.001	1.450	> 0.05	12.069	< 0.001
Densidad	0.838	> 0.05	0.525	> 0.05	0.838	> 0.05

Organismo	1.147	> 0.05	1.079	> 0.05	1.147	> 0.05
Zona	17.750	< 0.0001	0.299	> 0.05	17.750	< 0.0001
Organismo*Zona	12.533	< 0.001	1.355	> 0.05	12.533	< 0.001

La varianza explicada por los tres primeros RWs fue de 59.49%, donde cada RW aportó 32.75%, 14.08% y 12.66%, respectivamente. Las conchas de los cangrejos de la zona protegida tienen un área de la apertura más grande con respecto al resto de la concha y un labio de la apertura más grueso que las conchas que ocupan los cangrejos de la zona expuesta y las que producen los gasterópodos en ambas zonas del intermareal (Figura 9).

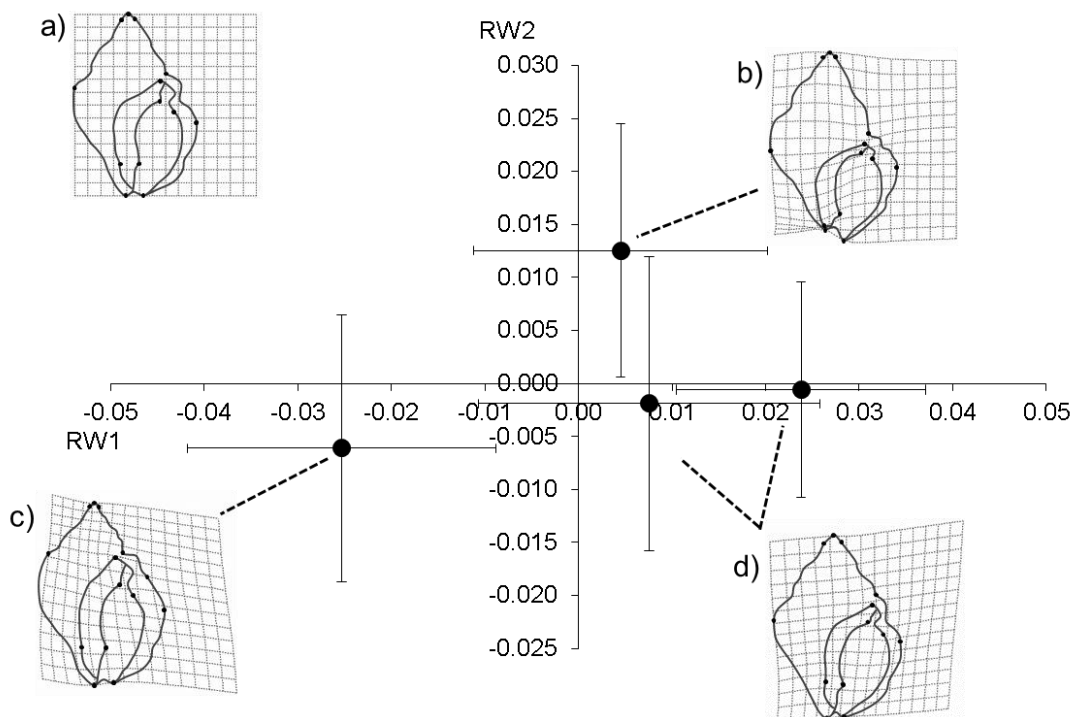


Figura 9. Valores en el primer (RW1) y segundo (RW2) coeficiente de deformación relativa de las medias de la forma de conchas *Cantharus sanguinolentus* (b) producidas por gasterópodos en la zona protegida al oleaje, (c) ocupadas por cangrejos en la zona protegida y (d) producidas por gasterópodos y ocupadas por cangrejos en la zona expuesta al oleaje. Las barras representan el error al 95%. Las mallas de deformación muestran la desviación de cada grupo con respecto a la forma del consenso general (a).

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de las conchas *C. sanguinolentus* de ninguno de los dos organismos que habitaban en las dos zonas del intermareal (Tabla 15). La talla sí fue diferente entre los dos organismos que habitan en las dos zonas del oleaje, y el tipo de organismo tuvo un efecto significativo ( $F = 29.406$ ,  $p$

< 0.0001; Tabla 16). La prueba *post-hoc* indicó que la talla de las conchas que ocupan los cangrejos de la zona protegida es mayor a la talla de las conchas de los otros tres grupos de organismos ( $p < 0.001$ ; Tabla 17).

Tabla 15. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la densidad de las conchas de la especie *C. sanguinolentus* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
CS	0.530	1	> 0.05
Organismo	0.488	1	> 0.05
Zona	1.624	1	> 0.05
Organismo*Zona	0.283	1	> 0.05

Tabla 16. Resultados del modelo de ANCOVA que examinó la variación en la talla de las conchas de la especie *C. sanguinolentus* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Efecto	<i>F</i>	g. l.	<i>P</i>
Organismo	35.749	1	< 0.00001
Zona	29.406	1	< 0.00001
Organismo*Zona	41.512	1	< 0.00001

Tabla 17. Media y error estándar del tamaño del centroide de las conchas de la especie *C. sanguinolentus* producidas por los gasterópodos y ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona protegida y en la zona expuesta del intermareal.

Organismo	Gasterópodos		Cangrejos ermitaños	
	Protegida	Expuesta	Protegida	Expuesta
Media	652.113	678.452	972.812	666.476
Error estándar	15.510	14.746	28.922	15.504

## Discusión

Como ambiente limítrofe, el intermareal representa un desafío para la mayoría de los organismos por tratarse de un gradiente entre un ambiente terrestre y uno marino, pero adicionalmente el sistema impone retos debido a la variación drástica de los cambios ambientales. La adopción de distintas estrategias morfológicas, fisiológicas y conductuales contribuye a que los organismos sobrevivan a la exposición a diferentes grados de desecación, de temperatura, de estrés hidrodinámico y de depredación, etc. Los moluscos responden al gradiente intermareal principalmente a través del desarrollo de conchas de diferentes formas, estructura y tamaño del pie (Trussell *et al.*, 1993; Trussell, 1997; Trussell, 2000; Brookes y Rochette, 2007). En tanto, los cangrejos ermitaños responden al estrés hidrodinámico y de depredación a través de conductas de evitación y de la utilización de conchas con diferentes características en distintas zonas del intermareal, las cuales les proveen de diferentes ventajas o les favorecen para minimizar el efecto de las variables ambientales. El cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* tiene un patrón definido de ocupación de conchas a lo largo del gradiente intermareal en Troncones, Guerrero, donde las conchas de la misma especie ocupadas por los ermitaños en las zonas de exposición a mayor estrés hidrodinámico resultan relativamente más pesadas que las de la zona protegida (ver Figura 1; Arce y Alcaraz, 2011). Los autores de ese estudio sugieren que tales diferencias podrían ser el resultado de plasticidad fenotípica en la formación de conchas de los gasterópodos y de que los cangrejos sean capaces de aprovecharla. El planteamiento de este trabajo intenta contestar esta pregunta y se fundamenta en las diferencias entre las conchas ocupadas por *C. californiensis* en las dos zonas de estrés hidrodinámico, dando pie al cuestionamiento sobre el polimorfismo en la formación de las conchas de los gasterópodos y su posible explotación por los cangrejos ermitaños.

### *Mancinella triangularis*

#### *Caracteres polimórficos de gasterópodos: ventajas hidrodinámicas y antidepredatorias.*

Producir un fenotipo específico como respuesta a las presiones selectivas que cada zona del intermareal impone provee de distintas ventajas adaptativas, especialmente ante los factores de estrés más importantes: el oleaje, la desecación y la depredación (Bertness y Cunningham, 1981; Garrity, 1984; Trussell, 1997; Denny, 2000). En cuanto al estrés generado por el oleaje, el arrastre es la fuerza hidrodinámica que más expone a los

gasterópodos al riesgo de ser desprendidos del sustrato (Denny *et al.*, 1985; Trussell *et al.*, 1993). En este estudio, los gasterópodos de la especie *M. triangularis* exhibieron polimorfismo en cuanto a forma de las conchas producidas en las dos zonas de influencia del oleaje. Los gasterópodos de la zona expuesta se caracterizaron por presentar una forma general de concha más “cónica” o extendida respecto a las conchas que producen los gasterópodos de la zona protegida, las cuales tienden a ser globosas (Figura 10). Cualitativamente, la forma general de las conchas puede ser vista como la proporción del eje antero-posterior y el eje transversal, de manera que si ambos ejes son de tamaño similar, la concha es más globosa, mientras que si el eje transversal es mucho menor que el antero-posterior, la concha es más cónica. En este caso, el acortamiento del eje transversal con respecto al antero-posterior de las conchas generadas en la zona expuesta resulta en la formación de conchas más cercanas a un tipo cónico que las de la zona protegida que tienden a hacia forma más globosa. Considerando que las conchas cónicas contribuyen a disminuir el arrastre generado por el flujo de agua (Casillas, 2010), la formación de conchas cónicas representa ventajas hidrodinámicas para los gasterópodos en la zona expuesta al oleaje del intermareal.

Resultados similares a los que se obtuvieron en esta tesis son reportados por Trussell *et al.* (1993), quienes encontraron que los gasterópodos *Littorina obtusata* que habitan en la zona expuesta al oleaje tienen conchas más largas y estrechas que las conchas de los que habitan en la zona protegida. Estos resultados también coinciden con los patrones de distribución de las especies de gasterópodos en la zona intermareal, donde los gasterópodos con conchas globosas (e.g. *Nerita scabricosta*) habitan preferentemente en la zona protegida del intermareal, mientras que los gasterópodos de conchas cónicas (e.g. *Stramonita biserialis*) habitan en zonas más expuestas al oleaje (*observación personal*). La variación de la forma de la concha entre los gasterópodos de las dos zonas apoya la hipótesis planteada acerca de la existencia de caracteres polimórficos acordes en los gasterópodos.

Como se esperaba en la predicción, los gasterópodos en la zona protegida del oleaje produjeron conchas con caracteres de defensa (espiras más alargadas y aperturas con áreas más reducidas) que fueron cualitativamente distintos con los de las conchas de los gasterópodos en la zona expuesta al oleaje. La diversidad de estrategias depredatorias a las que se enfrentan los gasterópodos en el intermareal obliga en diversas ocasiones a que los gasterópodos prioricen su respuesta defensiva ante aquel depredador que represente un mayor riesgo (Bourdeau, 2009). Aunque el alargamiento de la espira deja más expuestos a los gasterópodos ante los depredadores que fracturan la concha

(Vermeij, 1987), la reducción en el área de la apertura contribuye a evitar la depredación ante los depredadores que retiran a su presa por ese orificio (Edgell y Miyashita, 2009). La presencia de esta estrategia antidepredatoria por encima de la reducción de la espira puede ser indicador de que la presión de depredación ejercida por los depredadores que retiran a la presa por la apertura es mayor que la que ejercen los depredadores que fracturan la concha. Es importante destacar que en playa Troncones, la presión de depredación es severa y existen ambos tipos de depredadores en esta zona; entre los depredadores fracturadores se destacan varias especies de cangrejos del género *Eriphia* y algunas especies de peces, mientras que entre los peladores se destacan dos especies de langostas, *Panulirus gracilis* y *P. inflatus*, y algunos cangrejos como *Areneus mexicanus* (observación personal).

*Forma de las conchas de los ermitaños: ventajas hidrodinámicas y antidepredatorias.*

Las conchas de *M. triangularis* ocupadas por los ermitaños en ambas zonas de influencia hidrodinámica muestran el mismo patrón de forma que la observada en los moluscos. Las conchas ocupadas en la zona expuesta tienden a ser más estrechas o alargadas que las conchas de la zona protegida, donde tienden a ser más globosas (Figura 10). Este resultado también coincide con el patrón de ocupación de conchas por ermitaños en las zonas intermareales de Troncones, Guerrero y Montepío, Veracruz, donde las conchas cónicas son utilizadas de forma preferencial cuando el flujo de agua alcanza altas velocidades (de hasta  $178 \text{ cms}^{-1}$ ; Argüelles-Tico *et al.*, 2009; Arce y Alcaraz, 2011). Esto podría deberse a que el arrastre generado por las conchas cónicas es mucho menor que el que generan las conchas globosas, lo cual reduce el riesgo de ser desprendidos por las olas (Casillas, 2011). Adicionalmente, la orientación de los organismos con respecto al flujo de agua también contribuye a disminuir el arrastre (Denny, 2000; Denny y Blanchette, 2000), y esta orientación es más clara en cangrejos ermitaños ocupando conchas cónicas que conchas globosas (Casillas, 2011). Por lo tanto, en zonas donde el riesgo de ser desprendido del sustrato es mayor, los cangrejos ermitaños podrían estar reduciendo su arrastre al ocupar conchas de *M. triangularis* relativamente más cónicas que, además, puedan orientarse más claramente.

La forma de las conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños en la zona expuesta al oleaje coincide con la forma de las conchas que producen los gasterópodos en esta misma zona. Sin embargo, las conchas que ocupan los cangrejos en la zona protegida del oleaje tienen una espira más alargada y una mayor área de la apertura. Esto no coincide con la predicción del despliegue de caracteres de defensa de las conchas en la zona

protegida del oleaje y, además, no refleja una explotación del fenotipo de concha producido por los gasterópodos. Sin embargo, el efecto significativo de la talla en el aumento del área de la apertura indica que hay un efecto alométrico. Lo que podría estar sucediendo, entonces, es que las conchas más grandes de esta zona otorgan un beneficio antidepredatorio por su tamaño, más que por la reducción del área de la apertura.

#### *Densidad de la concha y su ventaja antidepredatoria.*

La densidad de las conchas fue otro carácter polimórfico expresado por los gasterópodos de las zonas protegida y expuesta al oleaje. Como se consideraba en las predicciones, la densidad de las conchas de los gasterópodos de la zona protegida es mayor que la densidad de las conchas de la zona expuesta, lo cual suele asociarse a un mayor depósito de material calcáreo (Vermeij y Currey, 1980; LaBarbera y Merz, 1992). La producción de variantes fenotípicas en la densidad de la concha se ha reportado como defensa antidepredatoria ante depredadores fracturadores en varias especies de gasterópodos (Bertness y Cunningham, 1981; Palmer, 1985; Vermeij, 1987; Boulding, 1999). El producir conchas con mayor material calcáreo dificulta la fractura de la concha al incrementar la fuerza, la energía y el tiempo requerido en la depredación, lo cual incrementa la probabilidad de sobrevivencia de los organismos (Bertness y Cunningham, 1981; Currey y Hughes, 1982; Palmer, 1985). Cabe recordar que, para la mayoría de los organismos en el intermareal, la zona protegida al oleaje es la zona donde la depredación es mayor (Silva *et al.*, 2010), así que producir una concha más densa en la zona protegida puede contribuir a reducir la vulnerabilidad a los depredadores que fracturan la concha. De esta manera, el polimorfismo de *M. triangularis* fue evidente no únicamente en términos de la forma, sino también de la densidad de la concha.

En contraste a lo observado en los gasterópodos y, por tanto, contrario a nuestra predicción, la densidad de las conchas ocupadas por los ermitaños fue similar en ambas zonas del intermareal. Aunque podría esperarse ventajoso también para los ermitaños utilizar conchas más densas en la zona protegida del oleaje (con mayor riesgo de depredación), es probable que un incremento en el peso de este tipo de conchas resulte especialmente costoso para los cangrejos en términos de la habilidad de locomoción y aspectos energéticos asociados al movimiento (Herreid y Full, 1986; Osorno *et al.*, 1998). De esta manera, las ventajas de ocupar una concha más densa en las zonas con mayor intensidad de depredación podrían contrarrestarse por los costos que estas conchas imponen al desplazamiento.

Por otro lado, no se encontraron diferencias en la densidad de las conchas de los cangrejos y de los gasterópodos vivos. Esto contradice la predicción de que las conchas ocupadas por cangrejos serían menos densas que las conchas producidas por los gasterópodos vivos ya que, tras la muerte del gasterópodo, el depósito del material calcáreo en la concha cesa y las paredes se adelgazan y debilitan (LaBarbera y Merz, 1992). Los resultados obtenidos sugieren que las conchas de los cangrejos ermitaños fueron adquiridas por éstos recientemente luego de la muerte del molusco, o bien, que dado que *M. triangularis* produce conchas de paredes relativamente gruesas respecto a otras especies (e.g. *Nerita* y *Columbella* sp.), su desgaste no es tan rápido, de ahí que no fuera evidente en las conchas ocupadas por los ermitaños. También es probable que los ermitaños eviten ocupar conchas desgastadas de esta especie de gasterópodo.

#### *Talla de las conchas y su ventaja hidrodinámica.*

Mientras que la talla de los gasterópodos en la zona protegida y expuesta fue similar, los ermitaños habitantes de la zona expuesta ocuparon conchas más grandes que los cangrejos de la zona protegida. La talla es ampliamente reconocida como una adaptación de los organismos que habitan en condiciones de estrés hidrodinámico (Denny *et al.*, 1985; Gaylord *et al.*, 1994), de manera que las tallas pequeñas son favorecidas en sitios de mayor impacto del oleaje pues minimizan la fuerza de arrastre. En este sentido se construyó la predicción de este trabajo; sin embargo, los resultados obtenidos para los cangrejos ermitaños son opuestos, encontrándose cangrejos ermitaños más grandes en la zona de mayor exposición al oleaje. Una mayor talla implicaría mayor arrastre sobre la concha y menor probabilidad de encontrar refugios que los protejan del flujo de agua, de manera que se espera que las mayores tallas resulten desventajosas para los cangrejos en la zona expuesta al oleaje y sin ventajas evidentes, por lo que no se encontró la manera de explicar estos resultados.

La similitud en la talla de los gasterópodos en ambas zonas podría deberse a que estos organismos son capaces de incrementar la fuerza de sujeción al sustrato por medio de la modificación del pie, ya sea incrementando el área superficial que está en contacto con el sustrato o incrementando la tenacidad al cambiar las propiedades adhesivas del moco que secretan (Trussell *et al.*, 1993; Trussell, 1997; Rilov *et al.*, 2004). De esta forma, reducir el tamaño corporal puede no ser tan importante para los gasterópodos dado que puede ser compensado con otra estrategia para disminuir el riesgo de ser desprendidos del sustrato por acción del flujo del agua. Así, es probable que la talla y dimensiones de la



concha de *M. triangularis* no representen un desafío hidrodinámico para estos organismos.

*Ventaja de las características de las conchas para gasterópodos y ermitaños.*

En conclusión, los gasterópodos de la especie *M. triangularis* muestran polimorfismo en cuanto a la forma de la concha producida en ambos niveles de la intermareal. Asimismo, y acorde con lo esperado en la hipótesis de este trabajo, los cangrejos ermitaños parecen explotar algunos de estos caracteres polimórficos en el mismo sentido que los gasterópodos y acorde a las posibles ventajas ofrecidas por los caracteres. En particular, la formación y ocupación de conchas con formas más cónicas en la zona expuesta al oleaje coincidió entre los ermitaños y los gasterópodos, siendo que dicha morfología se asocia a la disminución del arrastre hidrodinámico (Casillas, 2011).

El polimorfismo de *M. triangularis* también se vio reflejado en la densidad de la concha, donde los gasterópodos de la zona protegida producen conchas más densas que los de la zona expuesta. Sin embargo, la densidad de las conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños no difirió entre ambas zonas. Aunque ocupar una concha más densa podría resultar benéfico en términos antidepredatorios para ambos grupos de organismos, la diferencia entre los gasterópodos y ermitaños en cuanto a la concha puede basarse en los costos de locomoción (y con esto, habilidad de forrajeo, búsqueda de concha y cópula) que puede implicar para los ermitaños ocupar una concha más densa y, por lo tanto, más pesada (Herreid y Full, 1986). Es decir, los costos de ocupar una concha densa para los gasterópodos pueden verse reducidos por su baja locomoción y menor tasa metabólica, que resulta en menores necesidades alimenticias (Artacho y Nespolo, 2009; Alcaraz y Kruesi, 2012).

Finalmente, la explotación del polimorfismo de las conchas de los gasterópodos por parte de los ermitaños parece asociarse únicamente a las ventajas hidrodinámicas y no a las ventajas antidepredatorias. De manera general, las diferencias en la habilidad de sujeción al sustrato y de movilidad podrían explicar en gran parte las discrepancias en las conchas de gasterópodos y ermitaños en el gradiente intermareal.

*Stramonita biserialis*

*Polimorfismo en gasterópodos: consecuencias hidrodinámicas y ventajas antidepredatorias.*

La forma de las conchas producidas por *S. biserialis* en las zonas protegida y expuesta del intermareal fue diferente. Contrario a lo que se encontró en *M. triangularis*, las

conchas de los gasterópodos de la zona expuesta tuvieron una menor proporción entre el eje transversal y el eje antero-posterior, es decir, fueron conchas más globosas que las conchas de los gasterópodos de la zona protegida. Ocupar esta forma de conchas en la zona de mayor exposición al oleaje aumenta el arrastre del organismo, es decir, el riesgo de ser desprendidos del sustrato. Sin embargo, los gasterópodos son capaces de contrarrestar de manera más eficiente que los ermitaños las fuerzas hidrodinámicas a través de modificaciones del pie que les permiten incrementar la fuerza de sujeción (Trussell *et al.*, 1993; Trussell, 1997; Rilov *et al.*, 2004), lo que podría explicar por qué la forma de la concha en esta especie parece no ser tan relevante para la atenuación del estrés hidrodinámico.

Las diferencias en la forma de las conchas entre la zona protegida y expuesta al oleaje podrían estar otorgando ventajas antidepredatorias en la zona de mayor depredación, como se predijo. Las conchas que producen los gasterópodos que habitan en la zona protegida del oleaje tienen una espira más pequeña que las conchas de los gasterópodos de la zona expuesta al oleaje. Este carácter ayuda a reducir la depredación por depredadores que fracturan la concha (Vermeij, 1987; Trussell, 2000). El que no exista ninguna reducción en el área de la apertura podría indicar que la depredación por medio de la estrategia de la extracción del organismo no es significativa en esta especie de gasterópodo.

#### *Forma de las conchas ocupadas por cangrejos: ventajas hidrodinámicas y antidepredatorias.*

Los cangrejos ermitaños ocuparon conchas con formas similares en ambas zonas del oleaje. Este morfotipo único de concha cónica que ocupan en *S. biserialis* muestra mayor parecido al de las conchas producidas por los gasterópodos en la zona protegida del oleaje que a los de la zona expuesta, las cuales tienden a ser más globosas. Por otro lado, dado que la forma de las conchas ocupadas no difiere en ambas zonas del oleaje, es difícil pensar que ese morfotipo pueda otorgar ventajas antidepredatorias a los ermitaños en alguna zona. Es interesante notar, sin embargo, que el patrón de ocupación de conchas con el área de la apertura reducida no coincide con la producción de las variantes fenotípicas por parte de los gasterópodos, lo que podría indicar que la presión de depredación para los cangrejos la ejercen en mayor medida los depredadores que extraen al organismo por medio de la apertura (Edgell *et al.*, 2008; Edgell y Miyashita, 2009), mientras que para los gasterópodos, la mayor presión de depredación la podrían ejercer los depredadores que fracturan la concha.

En otro sentido, el hecho de no encontrar gasterópodos vivos con conchas con el área de la apertura reducida y la espira alargada podría ser resultado de que éstos hayan muerto en un evento extraordinario, y sean esas conchas las únicas disponibles para que los cangrejos ermitaños las ocupen.

#### *Talla de las conchas y su ventaja hidrodinámica.*

Los cangrejos de la zona protegida ocuparon conchas más grandes que los cangrejos de la zona expuesta, mientras que no hubo diferencia en la talla de los gasterópodos. En este caso, la predicción de encontrar conchas de tallas más pequeñas en la zona expuesta al oleaje an ambos grupos de organismos sólo se cumplió para el caso de los ermitaños. La diferencia entre ambos grupos de organismos de este estudio puede fundamentarse a través de las diferencias en la fuerza de sujeción al sustrato y, por lo tanto, del grado de desafío que las olas imponen a ambos grupos. En el caso de los cangrejos ermitaños, la sujeción al sustrato depende de seis apéndices locomotores; mientras que la fuerza de sujeción de los gasterópodos depende del pie, el cual es un órgano altamente especializado para este fin. Los gasterópodos son capaces de incrementar su fuerza de adhesión al sustrato alterando la morfología del pie y las propiedades del moco que secretan (Trussell *et al.*, 1993; Trussell, 1997; Rilov *et al.*, 2004). De esta forma, reducir el tamaño corporal puede no ser tan importante dado que puede ser compensado con otra estrategia para disminuir el riesgo de ser desprendidos del sustrato por acción del flujo del agua. Así, es probable que la talla y dimensiones de la concha de *M. triangularis* no representen un desafío hidrodinámico para los gasterópodos, mientras que para los ermitaños, portar conchas relativamente grandes podría acarrear desventajas o costos excesivos de sujeción. En el caso de los cangrejos, entonces, la ocupación de conchas pequeñas podría ayudarles a reducir el arrastre (Denny *et al.*, 1985). Considerando, entonces, que los cangrejos no poseen ninguna adaptación morfológica altamente especializada que les permita sostenerse al sustrato y evite que sean desprendidos por acción de las olas, no se encuentra una explicación clara de por qué los cangrejos de la zona expuesta ocupan conchas de *S. biserialis* que son más grandes que los gasterópodos de esta zona.

#### *Talla de las conchas y su ventaja antidepredatoria.*

Los cangrejos ermitaños ocuparon conchas más grandes en la zona protegida del oleaje. Aunque el ocupar conchas más grandes podría estar o no asociada a la talla del ermitaño (cangrejos más grandes), el hecho de ocupar una concha más grande en la zona

protegida podría otorgar a los cangrejos ermitaños una ventaja antidepredatoria, especialmente en la zona protegida del oleaje donde la presión de depredación es mayor que en la zona expuesta debido al desafío hidrodinámico que el oleaje representa para la gran mayoría de organismos, incluyendo a los depredadores (Menge, 1978; Silva *et al.*, 2010). Siendo que una de las principales ventajas antidepredatorias en los animales es la de adquirir una mayor talla debido a que esta dificulta la depredación (Vermeij, 1978; Bertness y Cunningham, 1981; Currey y Hughes, 1982), el ocupar conchas más grandes, especialmente en la zona protegida, podría reducir la vulnerabilidad del individuo a ser depredado. Así, es probable que resulte ventajoso para los ermitaños ocupar conchas de mayor talla en la zona protegida del oleaje.

### *Cantharus sanguinolentus*

#### *Polimorfismo en gasterópodos y su utilización en ermitaños.*

Las conchas producidas por gasterópodos *Cantharus sanguinolentus* en las zonas protegida y expuesta del intermareal no mostraron caracteres polimórficos. No obstante, la morfología tan distinta de las conchas ocupadas por cangrejos de la zona protegida respecto a las producidas por los gasterópodos de ambas zonas y las ocupadas por los ermitaños de la zona expuesta (Figura 10) sugiere que existe una variante fenotípica de conchas de gasterópodos que no se muestreó en este estudio.

Es posible que los cangrejos ermitaños de la zona protegida estén ocupando conchas de gasterópodos *C. sanguinolentus* que no habitan en la zona muestreada, es decir, conchas de origen “exógeno” que pueden ser arrastradas de otros sitios aledaños por el oleaje o corrientes oceánicas, o bien, acarreadas directamente por los ermitaños. La ocupación de conchas de origen exógeno se ha reportado también para *Loxopagurus loxochelis* Moreira, 1901 (Martinelli y Mantelatto, 1998) y para *Pagurus brevidactylus* Stimpson, 1859 (Mantelatto y Meireles, 2004).

#### *Forma de las conchas ocupadas por ermitaños y su ventaja antidepredatoria.*

A pesar de que las conchas ocupadas por los cangrejos en la zona protegida son un morfotipo distinto al de las conchas que producen los gasterópodos, la ocupación de este tipo de conchas se puede asociar a ventajas antidepredatorias claras. Los cangrejos depredadores utilizan dos estrategias para alimentarse de organismos con concha: la fractura de las paredes de la concha se aplica como primera opción cuando se trata de conchas relativamente pequeñas, mientras el pelar la concha a partir del borde del labio se utiliza en conchas de tamaño más cercano al tamaño crítico que el depredador es

capaz de romper (Bertness y Cunningham, 1981). Las conchas ocupadas por los ermitaños de la zona protegida se caracterizaron por poseer un labio claramente engrosado que dificultaría la fractura a los depredadores. El acortamiento de la apertura estaría contribuyendo también a evitar la depredación por este tipo de depredadores (Vermeij, 1987; Trussell, 2000). Asimismo, como se discutió para *S. biserialis*, la presencia de morfotipos diferentes de concha en la zona protegida del intermareal ocupados por cangrejos y producidos por gasterópodos podría estar indicando una diferencia en las presiones selectivas que están actuando sobre cada tipo de organismo.

#### *Talla de las conchas y su ventaja antidepredatoria.*

Como se esperaba en las predicciones, los ermitaños en la zona protegida ocuparon conchas de mayor talla que los de la zona expuesta. De manera similar a lo señalado para *M. triangularis*, la mayor talla puede actuar a favor de la respuesta antidepredatoria en zonas de alta presión de depredación dada la mayor dificultad que implica depredar organismos más grandes (Vermeij, 1978; Bertness y Cunningham, 1981; Currey y Hughes, 1982).

#### *Discusión general*

Los gasterópodos de las tres especies estudiadas (*M. triangularis*, *C. sanguinolentus* y *S. biserialis*) mostraron polimorfismo en la formación de sus conchas. Las características polimórficas observadas que difirieron entre los organismos de la zona expuesta y protegida del oleaje se asocian a las principales presiones ambientales que caracterizan a estos microambientes: la acción de las olas y la depredación. Los morfotipos de conchas de las especies de gasterópodos difirieron, entre otras cosas, en la relación del eje transversal con respecto al longitudinal de la concha, modificando la forma de éstas hacia formas más cónicas o más globosas. En el caso de *M. triangularis*, se hizo evidente un alargamiento del eje transversal respecto al longitudinal de las conchas producidas en la zona expuesta, haciéndolas más cónicas y con esto, más hidrodinámicas. Así, la tendencia hacia las conchas cónicas podría asociarse a una disminución del arrastre y de los costos de sujeción al sustrato en los gasterópodos (Denny *et al.*, 1985; Denny, 2000; Denny y Blanchette, 2000). La explotación de este aspecto del polimorfismo fue evidente en los cangrejos ermitaños ocupando conchas de *M. triangularis*, donde, de igual manera, las conchas con tendencia hacia formas cónicas podrían brindar ventajas a los ermitaños en zonas de exposición a las olas.

Otras diferencias fenotípicas observadas en las conchas formadas por los gasterópodos se asociaron con caracteres morfológicos y estructurales que podrían resultar ventajosos como estrategias para disminuir el riesgo de depredación. Los caracteres evidentes de las conchas asociados a la protección contra depredadores, como la reducción de la apertura de la concha, el ensanchamiento del labio, la reducción de la espira y la mayor densidad, se observaron principalmente en gasterópodos habitantes de la zona protegida del oleaje, donde la presión de depredación es mayor. Aunque el desarrollo de estos caracteres fue evidente en las tres especies de gasterópodos, los rasgos más claros y consistentes se observaron en *M. triangularis* de la zona protegida de las olas. Por su parte, los ermitaños tendieron a aprovechar los caracteres polimórficos generados por los gasterópodos en el mismo sentido que éstos, tendiendo a ocupar conchas con la apertura reducida (*S. biserialis*), con labios ensanchados (*C. sanguinolentus*), con espiras reducidas (*S. biserialis* y *C. sanguinolentus*) y mayor densidad (*M. triangularis*) en la zona protegida del oleaje. Asimismo, tanto gasterópodos (*S. biserialis* y *C. sanguinolentus*) como ermitaños tendieron a presentar conchas más grandes en las zonas protegidas del oleaje, posiblemente como una respuesta a la presión de depredación de esta zona.

## Conclusiones

- 1) Tras considerar las diferencias en las conchas de la misma especie que ocupan los ermitaños y las que producen los gasterópodos en las dos zonas de influencia del oleaje, es posible observar que sólo en el caso de *M. triangularis* hay una explotación de las variantes fenotípicas de las conchas de gasterópodos que podrían asociarse a contrarrestar los desafíos que impone el gradiente intermareal.
- 2) La utilización de la misma forma de concha de la especie *M. triangularis* en la zona expuesta al oleaje en ambos organismos sugiere la misma respuesta a las presiones del intermareal. En esta zona, las formas que reducen el área superficial expuesta al flujo con respecto al peso de la concha (e. g. formas cónicas) reducen el arrastre de la concha en presencia del flujo y, por tanto, el riesgo de ser desprendidos del sustrato.
- 3) Aunque la densidad fue un carácter polimórfico en los gasterópodos *M. triangularis*, este carácter no varió en las conchas de esta especie ocupadas por cangrejos. La producción de conchas más densas y, por tanto, más resistentes a la fractura en la zona protegida del oleaje puede contribuir a reducir la vulnerabilidad del gasterópodo ante depredadores que fracturan la concha. En cangrejos, sin embargo, es posible que los costos asociados a la locomoción por ocupar una concha más pesada sean tan altos que eviten que estas variantes fenotípicas sean explotadas.
- 4) La ocupación de conchas de la especie *M. triangularis* más grandes en la zona protegida del intermareal puede proveer de ventajas antidepredatorias a los cangrejos que ahí habitan. Por otro lado, la ocupación de conchas más pequeñas en la zona expuesta oleaje puede contribuir a reducir las fuerzas del arrastre. Los gasterópodos no mostraron diferencia en talla en las dos zonas, posiblemente debido a que tienen un pie, una estructura especializada que, por medio del aumento de su superficie o de la secreción de moco, aumenta la sujeción al sustrato y reduce el riesgo de ser desprendidos del sustrato.
- 5) Aunque los gasterópodos *S. biserialis* produjeron dos variantes fenotípicas en las dos zonas de influencia hidrodinámica del intermareal, no se observó evidencia de que los cangrejos ermitaños exploten tales variantes fenotípicas, posiblemente debido a que las presiones impuestas por el intermareal no están actuando en el mismo sentido para los cangrejos que para los gasterópodos.

- 6) Los cangrejos de la zona protegida al oleaje ocuparon una variante fenotípica de concha de la especie *C. sanguinolentus* que no se asocia a ninguno de los gasterópodos muestreados en este estudio. Es posible que esta concha provenga de otra zona del intermareal o del submareal que no se muestreó en este trabajo.
- 7) A pesar de que no hay evidencia de explotación en *C. sanguinolentus*, la forma de las conchas ocupadas por cangrejos en la zona protegida se puede asociar a ventajas antidepredatorias claras considerando el labio ensanchado de esta variante fenotípica.



## Referencias

- Agrawal, A. A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294, 321-326.
- Aktipis, S. W., Giribert, G., Lindberg, D. R. y Ponder, W. F. (2008). Gastropoda: An overview and analysis. En: Ponder, W. F. y Lindberg, D. R. (2008) *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley, 469 pp.
- Alcaraz, G. y Kruesi, K. (2012). Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 412, 20-26.
- Appleton, R. D. y Palmer, A. R. (1988). Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85(12), 4387-4391.
- Arce, E. y Alcaraz, G. (2011). Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina* 75(1), 121-128.
- Argüelles-Tico, A., Álvarez, F. y Alcaraz, G. (2009). Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina* 73(4), 717-723.
- Artacho, P. y Nespolo, R. F. (2009) Natural selection reduces energy metabolism in the garden snail, *Helix aspersa* (*Cornu aspersum*). *Evolution* 63(4), 1044-1050.
- Bach, C. E. y Hazlett, B. A. (2009). Shell shape affects movement patterns and microhabitat distribution in the hermit crabs *Calcinus elegans*, *C. laevimanus* and *C. latens*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382(1), 27-33.
- Bach, C., Hazlett, B. y Rittschof, D. (1976). Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology* 57(3), 579-586.
- Bell, E. C. y Gosline, J. M. (1997). Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgment of two *Mytilus* species. *Marine Ecology Progress Series* 159, 197-208.
- Bertness, M. D. (1980). Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 48(1), 1-16.
- Bertness, M. D. (1981). Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology* 62, 411-425.

- Bertness, M. D. y Cunningham, C. (1981). Crab shell-crushing predation and gastropod architectural defense. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 50(2-3), 213–230.
- Bertness, M. D., Garrity, S. D., y Levings, S. C. (1981). Predation pressure and gastropod foraging: a tropical-temperate comparison. *Evolution* 35(5), 995–1007.
- Blamey, L. K. y Branch, G. M. (2009). Habitat diversity relative to wave action on rocky shores: implications for the selection of marine protected areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 19(6), 645–657.
- Blundon, J. A. y Vermeij, G. J. (1983). Effect of shell repair on shell strength in the gastropod *Littorina irrorata*. *Marine Biology* 76, 41-45.
- Bookstein, F. L. (1996). Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology* 58(2), 313–365.
- Boulding, E. (1999). Changes in selection on gastropod shell size and thickness with wave-exposure on northeastern pacific shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 232(2), 217-239.
- Bourdeau, P. E. (2009). Prioritized phenotypic responses to combined predators in a marine snail. *Ecology* 90(6), 1659-1669.
- Bourdeau, P. E. (2010). Cue reliability, risk sensitivity and inducible morphological defense in a marine snail. *Oecologia* 162(4), 987-994.
- Brookes, J. I. y Rochette, R. (2007). Mechanism of a plastic phenotypic response: predator-induced shell thickening in the intertidal gastropod *Littorina obtusata*. *Journal of Evolutionary Biology* 20(3), 1015-27.
- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. (2003) *Invertebrates*. Segunda edición. Sinauer Associates, Sunderland, 936 pp.
- Casillas Pérez, B. E. (2011) Distribución de *Calcinus californiensis* en el intermareal: hidrodinámica y comportamiento. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 69 pp.
- Chase I. y Weissburg, M. (1988) The vacancy chain process: a new mechanism of resource distribution in animals with application to hermit crabs. *Animal Behavior* 36, 1265-1274.
- Childress, J. R. (1972). Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology* 53(5), 960–964.
- Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42(4), 710–723.

- Connell, J. H. (1970). A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs* 40(1), 49–78.
- Conover, M. R. (1978). The importance of various shell characteristics to the shell-selection behavior of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32(2), 131–142.
- Currey, J. D. y Hughes, R. N. (1982). Strength of the dogwhelk *Nucella lapillus* and the winkle *Littorina littorea* from different habitats. *The Journal of Animal Ecology* 51(1), 47-56.
- Denny, M. W. (2000) Limits to optimization: fluid dynamics, adhesive strength and the evolution of shape in limpet shells. *The Journal of Experimental Biology* 203, 2603-2622.
- Denny, M. W. y Blanchette, C. (2000) Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. *The Journal of Experimental Biology* 203, 2623-2639.
- Denny, M. W., Daniel, T. L. y Koehl, M. A. R. (1985). Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs* 55(1), 69-102.
- Dewitt, T. J., Sih, A. y Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13(2), 77-81.
- Edgell, T. C., Brazeau, C., Grahame, J. W., y Rochette, R. (2008). Simultaneous defense against shell entry and shell crushing in a snail faced with the predatory shorecrab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 371(1), 191-198.
- Edgell, T. C. y Miyashita, T. (2009). Shell shape and tissue withdrawal depth in 14 species of temperate intertidal snail. *Journal of Molluscan Studies* 75(3), 235–240.
- Fordyce, J. A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *The Journal of Experimental Biology* 209, 2377-2383.
- Fotheringham, N. (1976a). Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 23, 299-305.
- Fotheringham, N. (1976b). Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology* 57(3), 570–578.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, 603 pp.
- Garcia, R. B., Meireles, A. L. y Mantelatto, F. L. (2003). Unusual shelters occupied by Brazilian hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Diogenidae). *Brazilian Journal of Biology* 63(4), 721-722.

- García, S., Flores, R., Flores, P. y Valdés, A. (2004). Densidad y tallas de *Plicopurpura patula pansa* relacionadas con el sustrato y oleaje en la costa rocosa de Guerrero, México. *Hidrobiológica* 14(2), 127-136.
- Garrity, S. D. (1984). Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65(2), 559-574.
- Gaylord, B., Blanchette, C. A. y Denny, M. W. (1994). Mechanical consequences of size in wave-swept algae. *Ecological Monographs* 64(3), 287-313.
- Hahn, D. R. (1998). Hermit crab shell use patterns: response to previous shell experience and to water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228(1), 35–51.
- Hazlett, B. A. (1978). Shell exchanges in hermit crabs: aggression, negotiation, or both. *Animal Behavior* 26(4), 1278-1279.
- Hazlett, B. A. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 1-22.
- Herreid, C. F. y Full, R. J. (1986). Locomotion of hermit crabs (*Coenobita compressus*) on beach and treadmill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 120: 283-296.
- Hughes, R. N. y Elner, R. W. (1979). Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *The Journal of Animal Ecology* 48(1), 65-78.
- Imafuku, M. y Ando, T. (1999) Behaviour and morphology of pagurid hermit crabs (Decapoda, Anomura) that live in tusk shells (Mollusca, Scaphopoda). *Crustaceana* 72, 129-144.
- Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical West America: Marine Mollusks from Baja California to Peru*. Segunda edición. Stanford University Press, Stanford, 1064 pp.
- Kellogg, C. W. (1976). Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22(1), 101–111.
- Kendall, D. (1977). The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9, 428-430.
- Langerhans, R. B. y DeWitt, T. J. (2002). Plasticity constrained: over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evolutionary Ecology Research* 4(6), 857–870.
- Kitching, J. A., Muntz, L. y Ebling, F. J. (1966). The ecology of Lough Ine. XV. The ecological significance of shell and body forms in *Nucella*. *Journal of Animal Ecology* 35(1), 113-126.
- LaBarbera, M. y Merz, R. A. (1992). Postmortem changes in strength of gastropod shells: evolutionary implications for hermit crabs, snails, and their mutual predators. *Paleobiology* 18(4), 367-377.

- Lau, W. y Martinez, M. (2003). Getting a grip on the intertidal: flow microhabitat and substratum type determine the dislodgement of the crab *Pachygrapsus crassipes* (Randall) on rocky shores and in estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 295(1), 1-21.
- Markham, J. C. (1968). Notes on growth-patterns and shell utilization of the hermit crabs *Pagurus bernhardus* (L.). *Ophelia* 5, 189-205.
- Martinelli, J. M. y Mantelatto, F. L. M. (1998). Shell utilization by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Diogenidae) in Ubatuba Bay, Brazil. *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress*, 719–731.
- Mantelatto, F. L. M. y Meireles, A. L. (2004). The importance of shell occupation and shell availability in the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) population from the southern Atlantic. *Bulletin of Marine Science* 75(1), 27-35.
- McNair, C. G., Kier, W. M., Lacroix, P. D. y Linsley, R. M. (1981). The functional significance of aperture form in gastropods. *Lethaia* 14(1), 63–70.
- Menge, B. A. (1978). Predation intensity in a rocky intertidal community. *Oecologia* 34, 17-35.
- Menge, B. A. y Branch, G. (2001) Rocky intertidal communities. En: Bertness, M. D., Gaines, S. D. y Hay, M. E. (Eds). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, 221-251.
- Morris, A. P. (1969). *A field guide to Pacific Coast Shells*. Houghton.
- Newell, R. C. (1979). *Biology of intertidal animals*. Tercera edición. Marine Ecological Surveys, Faversham, 781 pp.
- Osorno, J. L., Fernández-Casillas, L. y Rodríguez-Juárez, C. (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.
- Palmer, A. R. (1979). Fish predation and the evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence. *Evolution* 33(2), 697-713.
- Palmer, A. R. (1981). Do carbonate skeletons limit the rate of body growth? *Nature* 292, 150-152.
- Palmer, A. R. (1985). Adaptive value of shell variation in *Thais lamellosa*: Effect of thick shells on vulnerability to and preference by crabs. *Veliger* 27(4), 349-356.
- Poupin, J. y Bouchard, J. M. (2006). The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema* 28, 465-486.

- Powers, S. y Kittinger, J. N. (2002). Hydrodynamic mediation of predator-prey interactions: differential patterns of prey susceptibility and predator success explained by variation in water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 273(2), 171-187.
- Prowse, T. A. A. y Pile, A. J. (2001). Phenotypic homogeneity of two intertidal snails across a wave exposure gradient in South Australia. *Marine Biology Research* 1(3), 176-185.
- Provenzano, J. y Anthony, J. (1959). The shallow-water hermit crabs of Florida. *Bulletin of Marine Science* 9, 349-420.
- Rafaelli, D. y Hawkins, S. (1999). *Intertidal Ecology*. Segunda edición. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 356 pp.
- Reed-Miller, C. (1983). The initial calcification process in shell-regenerating *Tegula* (Archaeogastropoda). *Biological Bulletin* 165, 265-275.
- Reese, E. S. (1962). Shell selection behaviour of hermit crabs. *Animal Behaviour* 10(3-4), 347-360.
- Reese, E. S. (1969). Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Zoologist* 9, 343-355.
- Ricketts, E. F., Calvin, J. y Hedgpeth, J. W. (1985). *Between Pacific tides*. Quinta edición. Stanford University Press, Stanford, 652 pp.
- Rilov, G., Benayahu, Y. y Gasith, A. (2004). Life on the edge: do biomechanical and behavioral adaptations to wave-exposure correlate with habitat partitioning in predatory whelks? *Marine Ecology Progress Series* 282, 193-204.
- Robles, C. D., Alvarado, M. A. y Desharnais, R. A. (2001). The shifting balance of littoral predator-prey interaction in regimes of hydrodynamic stress. *Oecologia* 128(1), 142-152.
- Rohlf, F. J. 2010. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Disponible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.
- Rohlf, F. J. 2010. tpsRelw, relative warps, version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Disponible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.
- Rohlf, F. J. y Marcus, L. F. (1993) A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8(4), 129-132.

- Rotjan, R. D., Blum, J. y Lewis, S. M. (2004). Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: does predation threat influence shell selection behavior? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56, 171-176.
- Scarratt, A. M. y Godin, J. G. J. (1992). Foraging and antipredator decisions in the hermit crab *Pagurus acadianus* (Benedict). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156, 225-238.
- Scully, E. P. (1979). The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37, 139–152.
- Skoglund, C. (2001) Panamic Province Molluscan Literature. Additions and changes from 1971 through 2001. III Gastropoda. *The festivus* (Suplemento).
- Silva, A. C. F., Hawkins, S. J., Boaventura, D. M, Brewster, E. y Thompson, R. C. (2010) Use of the intertidal zone by mobile predators: influence of wave exposure, tidal phase and elevation on abundance and diet. *Marine Ecology Progress Series* 406, 197-210.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Trussell, G. C. (1996). Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution* 50(1), 448–454.
- Trussell, G. C. (1997). Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology* 78(4), 1033–1048.
- Trussell, G. C. (2000). Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail. *Evolution* 54(1), 151–166.
- Trussell, G. C., Johnson, A. S., Rudolph, S. G. y Gilfillan, E. S. (1993). Resistance to dislodgement: habitat and size-specific differences in morphology and tenacity in an intertidal snail. *Marine Ecology Progress Series* 100, 135-144.
- Vance, R. R. (1972a). Competition and mechanism of coexistence in three sympatric intertidal hermit crabs. *Ecology* 53(6), 1062–1074.
- Vance, R. R. (1972b). The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology* 53(6), 1075–1083.
- Vermeij, G. J. (1973). Morphological patterns in high-intertidal gastropods: Adaptive strategies and their limitations. *Marine Biology* 20(4), 319-346.
- Vermeij, G. J. (1978) *Biogeography and adaptation. Patterns of marine life*. Harvard University Press, Cambridge, 352 pp.
- Vermeij, G. J. (1982a). Unsuccessful predation and evolution. *The American Naturalist* 120(6), 701–720.

- Vermeij, G. J. (1982b) Phenotypic evolution in a poorly dispersing snail after the arrival of a predator. *Nature* 299, 349–350.
- Vermeij, G. J. (1987) *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton University Press, Princeton, 527 pp.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20(1), 249-278.
- Whitman, D. W. y Agrawal, A. A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important? En: D. W. Whitman y T. N. Ananthakrishnan (Eds.). *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*. Segunda edición, Science Publishers, Enfield, 1-63.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. y Fink, W. L. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier. Kirkwood, 442 pp.