



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ECOLOGÍA**

**CONSECUENCIAS DEL OLEAJE SOBRE LA PREFERENCIA DE CONCHAS DE  
GASTERÓPODOS Y SUS COSTOS ENERGÉTICOS EN EL CANGREJO ERMITAÑO *Calcinus  
californiensis***

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Brenda María Eugenia Toledo Rojas**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

**FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES-SIMOE**

**FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**CIUDAD DE MÉXICO, NOVIEMBRE 2016**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**CONSECUENCIAS DEL OLEAJE SOBRE LA PREFERENCIA DE CONCHAS DE  
GASTERÓPODOS Y SUS COSTOS ENERGÉTICOS EN EL CANGREJO ERMITAÑO *Calcinus  
californiensis***

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Brenda María Eugenia Toledo Rojas**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES-SIMOE**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**CIUDAD DE MÉXICO, NOVIEMBRE 2016**

OFICIO FCIE/DEP/590/2016

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **8 de agosto de 2016** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **TOLEDO ROJAS BRENDA MARÍA EUGENIA** con número de cuenta **306314229** con la tesis titulada "**Consecuencias del oleaje sobre la preferencia de conchas de gasterópodos y sus costos energéticos en el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis***", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA:**

Presidente: DR. JAVIER ALCOCER DURAND  
Vocal: DR. GERARDO RIVAS LECHUGA  
Secretario: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR  
Suplente: DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA  
Suplente: DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES-SIMONES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx. a 23 de septiembre de 2016



**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



MCAA/MJFM/ASR/mnm

## **Agradecimientos**

Agradezco al **posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM** por su excelente oferta académica y calidad de enseñanza, por fortalecer mis conocimientos, así como por todas las oportunidades brindadas durante mis estudios.

Agradezco al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por brindarme la oportunidad de contar con una beca durante todo mi posgrado y sin la cual el proceso habría sido más difícil (becario 622477). De igual manera agradezco al **Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación (PAPIIT)** por brindarme una beca de pre-requisitos, antes de comenzar los estudios de posgrado. Así mismo, agradezco al **proyecto del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) CB-2011-167915** y al **proyecto PAPIIT-UNAM IN211915** del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación por el financiamiento del proyecto. Así mismo, agradezco al **Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP)** por los apoyos económicos otorgados para la asistencia al Congreso Internacional de Conducta Animal.

Hago un agradecimiento especial a mi tutora de tesis, la **Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia** por su dirección, paciencia y apoyo en este trabajo. Por aceptarme en su laboratorio, por su participación y entusiasmo en el proyecto, por tomarse el tiempo necesario para solucionar dudas, revisar los avances y siempre buscar la calidad del trabajo, por proporcionar las herramientas y recursos necesarios para la realización de este proyecto.

Doy mi más sincero agradecimiento a los **Doctores Alejandro Córdoba Aguilar y Fernando Nuno Dias Marques Simoes**, quienes fungieron como comité tutor, por sus comentarios, críticas y sugerencias en las sesiones de evaluación tutorial y en la revisión del documento de tesis, cada una de sus observaciones aportó de manera importante en la mejora de este documento.

## **Agradecimientos personales**

En primer lugar quiero agradecer a las personas que me han brindado todo su amor y apoyo incondicional en toda mi vida, incluyendo esta etapa: mis padres. Sin su fortaleza, sus palabras y enseñanzas nada habría sido lo mismo:

### **MARIA EUGENIA ROJAS Y PEDRO TOLEDO**

Gracias a los primeros amigos en mi vida con los cuales siempre he podido platicar y salir adelante, mis hermanos, sin los cuales mi vida no sería así de armoniosa. Los quiero mucho:

### **ALEJANDRO TOLEDO Y CARLOS TOLEDO**

Agradezco a la persona con la que durante este largo proceso hemos compartido momentos muy satisfactorios y momentos muy frustrantes, recordando que los errores pueden ser grandes aprendizajes, mi persona especial que nunca me deja darme por vencida. Eres un gran apoyo para mi:

### **PABLO MEJÍA ARREOLA**

A aquellas personitas que ya no están muy cerca y que ha sido muy difícil acostumbrarme a su ausencia, pero sin duda, su fortaleza y pasión han sido un gran ejemplo para mí, los recuerdo siempre mis queridos primos y abuelito:

### **PEDRO, KATLIN Y MAURICIO**

Agradezco todo tu apoyo en todo momento, y todas las oportunidades brindadas en este tramo de mi vida. Gracias por la confianza brindada y por contribuir en mi formación personal y en la “no académica” a lo largo de estos años:

### **DRA GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

Quisiera agradecer a esta persona, que sin necesidad alguna me apoyó mucho en este camino, muchas gracias por tus consejos y las pláticas filosóficas mareadoras en las que me iluminamos el camino de los ermitaños, siempre te estaré agradecida:

### **DRA.KARLA KRUESI CORTÉS**

Doy mi más sincero agradecimiento a los Doctores quienes fungieron como parte de mi jurado, por sus comentarios, críticas y sugerencias sobre mi tesis ya que aportaron de manera importante en la mejora de este documento.

**GERARDO RIVAS, XAVIER CHIAPPA Y JAVIER ALCOCER**

A mis amigas con las que compartí tantas ilusiones, emociones y frustraciones, con las que poco a poco entendí el valor de trabajar unidas y el valor de la confianza, a mis panas:

**EMILIA, NATY, ISA ROSAS, CYNTHIA, ALINE, ISABEL E ITZEL**

A mis compañeros de laboratorio y a los que ya no están tan cerca que me permitieron convivir académicamente y personalmente, gracias por ser un bonito grupo de trabajo y aportar cosas tan distintas:

**LESLIE, CYNTHIA, ELSAH, MAYRA, MARIE, FER, GASTÓN, EMILIA, ISABEL, GUILLE, KARLA**

**A la Universidad Nacional Autónoma de México** por todo el conocimiento, la experiencia, la formación académica y por ser mi segundo hogar



# Contenido

1. RESUMEN .....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUCCIÓN .....	3
4. HIPÓTESIS.....	8
5. OBJETIVOS.....	9
OBJETIVO GENERAL .....	9
OBJETIVOS PARTICULARES.....	9
6. DESCRIPCIÓN DE SITIO DE ESTUDIO .....	10
7. MÉTODO .....	12
RECOLECTA Y MANTENIMIENTO DE ORGANISMOS.....	12
TRABAJO DE GABINETE .....	12
OCUPACIÓN DE CONCHAS.....	14
SELECCIÓN DE TALLA DE CONCHAS.....	15
COSTOS ENERGÉTICOS DE USAR DIFERENTES CONCHAS .....	17
8. RESULTADOS.....	21
OCUPACIÓN DE CONCHAS.....	21
SELECCIÓN DE TALLA DE CONCHAS.....	23
a) Selección de conchas .....	23
b) Caracterización de las conchas seleccionadas .....	23
COSTOS ENERGÉTICOS DE USAR DIFERENTES CONCHAS .....	26
9. DISCUSIÓN .....	33
10. CONCLUSIONES .....	39
11. REFERENCIAS .....	40
<b>ANEXO A.</b> REGRESIONES LINEALES DE LA OCUPACIÓN DE CONCHAS .....	46
<b>ANEXO B.</b> REGRESIONES LINEALES DE LA SELECCIÓN DE CONCHAS .....	47

## 1. RESUMEN

El cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* vive bajo un gradiente de estrés hidrodinámico en el intermareal rocoso, el cual con fines prácticos se puede dividir en zona protegida y expuesta al oleaje. Las conchas de *Nerita scabricosta* son ocupadas con más frecuencia en zonas protegidas; mientras que la concha *Stramonita biserialis* es ocupada en ambas zonas. Así mismo, los cangrejos ocupan conchas de *Stramonita* más pesadas en zonas expuestas al oleaje que en las zonas protegidas, mientras que los cangrejos ocupan conchas *Nerita* de peso similar en ambas zonas. Las conchas de *Stramonita* y *Nerita* presentan características contrastantes, la primera es pesada y cónica con un área reducida expuesta al flujo y la segunda es más ligera, globosa y con un área mayor expuesta al flujo. La ocupación diferencial de conchas y sus características contrastantes sugieren que su ocupación podría asociarse a las presiones hidrodinámicas que los cangrejos ermitaños enfrentan en ambas zonas. Las fuerzas hidrodinámicas se relacionan de manera positiva con el área expuesta al flujo y con el área proyectada de las conchas sobre el sustrato. Además, las fuerzas hidrodinámicas están relacionadas negativamente con el peso del cangrejo y de la concha que ejercen una fuerza vertical. Por lo tanto, la hipótesis de este trabajo plantea que los cangrejos ocupando conchas de *Stramonita*, al ser más pesadas, con menor área expuesta al flujo y con menor área proyectada sobre el sustrato que las conchas de *Nerita* pagarán menor costo energético para mantener una posición en condiciones de oleaje. El objetivo de este estudio consistió en establecer si la ocupación y selección por diferentes tallas de especies de conchas de gasterópodos en diferentes zonas del intermareal rocoso pueden explicarse por los costos energéticos relacionados a vivir en un sistema hidrodinámicamente activo. En este trabajo exploramos la ocupación y la selección de talla de conchas de *Stramonita* y *Nerita* por el cangrejo ermitaño *C. californiensis* en zonas protegidas y expuestas al oleaje. Así mismo, estimamos el costo energético de ocupar conchas ajustadas (ligeras) y holgadas (pesadas) de ambas especies de conchas en presencia de oleaje. El costo energético de mantener una posición en el sustrato en oleaje es menor para los ermitaños ocupando conchas de *Stramonita* que de *Nerita*. Asimismo, el costo de enfrentar el oleaje es menor para los cangrejos con conchas de *Stramonita* pesadas y con conchas *Nerita* ligeras. Los resultados indican que el patrón de ocupación de conchas en el intermareal es resultado de una conducta selectiva de tallas y especies de concha de los ermitaños que responden a minimizar los costos de vivir en el oleaje. Es decir, el patrón de conchas en el intermareal es resultado de una respuesta adaptativa de los animales asociada a la maximización de los recursos energéticos y probablemente de otros componentes de la adecuación Darwiniana de los ermitaños.

## 2. ABSTRACT

The hermit crab, *Calcinus californiensis*, lives under a hydrodynamic stress gradient, which for practical purposes can be divided into wave-protected and wave-exposed sites. *Nerita scabricosta* shells are occupied more often in wave-protected while *Stramonita biserialis* shells are used in both sites. Crabs occupy *Stramonita* shells heavier in wave-exposed sites than in wave-protected sites, while crabs occupy *Nerita* shells of similar size in both intertidal sites. *Stramonita* and *Nerita* shells have contrasting characteristics, the first is heavy and conical with a small exposed area to the flow and the second is lighter and spherical with a large exposed area to the flow. The differential occupation of shells and their contrasting characteristics suggest that the occupation could be associated with the hydrodynamic pressures that hermit crabs have to cope. Hydrodynamic forces are positively related with the exposed area of shells and with the projected area of shells onto the substratum. Also, hydrodynamic forces are negatively related to the crab weight and weight shell, exerting a vertical force. Therefore, the hypothesis of this work suggests that crabs occupying *Stramonita* shells, being heavier, with a less exposed area to the flow area and a less projected area onto the substratum than *Nerita* shells, will have a lower energetic cost to maintain a position in the surf. The aim of this study was to establish if the shell occupancy and shell for different sizes of species of gastropod shells in different wave sites of the rocky intertidal can be explained by the energetic cost related to living in a hydrodynamic active system. We explored the shell-size occupation and the shell-size selection of *Stramonita* and *Nerita* shells by the hermit crab in the absence and presence of wave action. Finally we examined the energetic costs of crabs occupying adjusted (lighter) and heavier (loose) shells of both species shells in the presence of waves. The energetic cost of maintaining a position on the substrate in waves is lower for hermits occupying *Stramonita* shells than hermit crabs occupying *Nerita* shells. Also, the cost of dealing with the surf is lower for crabs with heavy *Stramonita* shells and light *Nerita* shells. The results indicate that the pattern of shell occupation in the intertidal zone is the result of a selective behavior of shell size and shell species of hermit crabs that respond to minimize the costs of living in the surf. That is, the pattern of shells in the intertidal zone is the result of an adaptive response of animals associated with the maximization of energy resources and probably other components of the Darwinian fitness of hermit crabs.

### 3. INTRODUCCIÓN

Los cangrejos ermitaños son crustáceos pertenecientes a la Familia de los Diogénidos. Estos organismos poseen un abdomen suave no calcificado y desprotegido, lo que los hace particularmente susceptibles a la presión de las condiciones químicas, físicas y biológicas del ambiente en el que habitan, tales como los cambios de pH, cambios en la temperatura, la depredación y la variación en la hidrodinámica (Reese, 1969; Vance, 1972; Scully, 1979). Los ermitaños utilizan de manera particular las conchas que los gasterópodos desocupan al morir, lo que les permite protegerse de los factores ambientales (Hazlett, 1981; Scully, 1983). Las características de las conchas, como la arquitectura, el peso y el tamaño tienen un impacto directo sobre diversas características biológicas de los cangrejos ermitaños como la supervivencia (Hazlett, 1992), su crecimiento (Osorno et al., 1998), la fecundidad en las hembras (Fotheringham, 1980), entre otros aspectos. Las conchas de gasterópodos, por lo general, son un recurso limitante para las poblaciones de cangrejos ermitaños (Fotheringham, 1980; Mantelatto y Dominciano, 2002).

El patrón de ocupación de las conchas de gasterópodos por los cangrejos ermitaños a lo largo del ambiente intermareal varía en cuanto a la arquitectura y peso de las conchas disponibles (Scully, 1979; Hahn, 1998; García y Mantelatto, 2001). La variación en la ocupación de las conchas en la zona intermareal está asociada generalmente a la disponibilidad de los diferentes tipos de conchas de gasterópodos, la cual está relacionada con la abundancia relativa de estos moluscos y su tasa de mortalidad (Bertness, 1981; Hazlett, 1992; Turra y Leite, 2003; Sato y Jensen, 2003; Mantelatto et al., 2007). Dicha variación también depende de los patrones de selección que muestran los cangrejos ermitaños por las diferentes características de las conchas, como lo son el peso, volumen, tamaño y arquitectura (Fotheringham, 1976; Gherardi, 1990; Floeter et al., 2000; Mantelatto y Dominciano, 2002; Meireles y Mantelatto, 2005; Biagi et al., 2006; Arce y Alcaraz, 2012). Los ermitaños seleccionan entonces este refugio móvil conforme a sus características intrínsecas como la talla, sexo, estado de desarrollo o reproductivo y experiencia previa del uso de conchas (Lizka y Underwood, 1990; Alcaraz y Kruesi, 2009; Arce y Alcaraz, 2011).

La selección de conchas de gasterópodos, a su vez, ha sido abordada como una conducta plástica, la cual es modulada por los factores ambientales (Rotjan et al., 2004)

entre los que se encuentran la disponibilidad de conchas (Vance, 1972), el riesgo de depredación (Arce, 2013) y el estrés hidrodinámico (Scully, 1979; Hahn, 1998; García y Mantelatto 2001). La selección de refugio y hábitat como respuesta conductual plástica que es modulada por presiones ambientales, también se ha estudiado en organismos como peces, aves y otros invertebrados marinos (Meadows y Campbell, 1972; Gilliam y Fraser, 1987; Hacker y Steneck, 1990; Pärt y Doligez, 2003). Esta conducta de selección está relacionada generalmente con ventajas adaptativas (Martin, 1998; Arce y Alcaraz, 2013; Underwood et al., 2004).

Existen diferentes estudios que muestran la selección y ocupación de los cangrejos ermitaños por diferentes tipos de conchas bajo diversas condiciones. Arce (2013) mostró la plasticidad en la selección de conchas en *Calcinus californiensis* en presencia y ausencia del depredador *Arenaeus mexicanus*. En este estudio, los cangrejos seleccionaron conchas más grandes y holgadas en presencia del estímulo de la depredación. Así mismo en *Pagurus longicarpus*, Scully (1979) realizó un análisis de preferencia en el cual sugirió que estos cangrejos ermitaños presentan patrones de selección diferenciales debido a que se encontraron en zonas con diferente exposición al oleaje. García y Mantelatto (2001) demostraron a través de experimentos de selección que los ermitaños de la especie *Calcinus tibicen* prefieren conchas pesadas con volúmenes internos amplios, pudiendo ser una respuesta adaptativa de los animales al intenso oleaje presente en la zona de estudio. Hahn (1998) reportó en cuanto a ocupación que los cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus seurati* colectados en sitios con grandes flujos de agua ocupan conchas más pesadas que aquellos organismos colectados en sitios con flujo moderado de agua. Argüelles-Ticó y colaboradores (2009) detectaron que el tamaño y la arquitectura de las conchas ocupadas por *Clibanarius antillensis* varían en función del grado de exposición al oleaje en la zona intermareal, las conchas cónicas y alargadas de tallas mayores son más ocupadas en sitios con velocidades altas por su mayor resistencia al arrastre, mientras que las conchas semi-esféricas de tallas grandes son más ocupadas en sitios con velocidades de corriente bajas. Estos estudios sugieren, más no han demostrado, que el uso de conchas pesadas podría estar aportando ventajas a los cangrejos ermitaños por encima del uso de conchas ligeras en sitios con una alta influencia de oleaje (Scully, 1979; Hahn, 1998; Argüelles-Ticó, 2004).

La zona intermareal rocosa está caracterizada por cambios drásticos en la temperatura, salinidad, pH y oxígeno disuelto (Lalli y Parsons, 1997; Denny, 2006; Denny y Gaines, 2007). Esta zona se encuentra influenciada por factores como la desecación, la depredación y las fuerzas hidrodinámicas inducidas por la acción del oleaje, las cuales tienen un papel fundamental en la distribución de las poblaciones y comunidades de los organismos (Dayton, 1971; Denny, 1985; Shanks y Wright, 1986; Denny y Gaines, 1990). Los organismos que viven en zonas protegidas del oleaje están expuestos a condiciones de estrés inducidas por la desecación, mientras que la influencia del oleaje es mínima, por otro lado, los organismos que viven en zonas expuestas son vulnerables a altas velocidades de agua (más de  $10 \text{ m s}^{-1}$ ) que imponen grandes fuerzas hidrodinámicas (Denny y Blanchette, 2000). Las fuerzas hidrodinámicas dominantes comprenden la fuerza de arrastre y la fuerza de sustentación. La fuerza de arrastre y de sustentación en un cuerpo sumergido dependen de la velocidad del agua al cuadrado, están relacionadas de manera positiva con el área expuesta a la velocidad del flujo de agua y con el área de la superficie proyectada sobre el sustrato. Estas fuerzas actúan de diferente manera, la fuerza de arrastre actúa en dirección paralela a la velocidad del flujo y tiene una relación positiva con el área expuesta de los organismos. Por otro lado, la fuerza de sustentación actúa en dirección perpendicular a la velocidad del flujo, es decir, el componente final de la fuerza de sustentación actúa en dirección vertical con sentido hacia arriba; la fuerza de sustentación tiene una relación positiva con el área proyectada sobre el sustrato de los organismos y una relación negativa con el peso de los organismos, el cual ejerce una fuerza con dirección vertical y sentido hacia abajo (Bell y Gosline, 1997).

Las fuerzas de arrastre y sustentación pueden desprender a los organismos del sustrato ya sea por volcamiento o por cizallamiento, siendo susceptibles a ser depredados o arrastrados ya que es difícil que vuelvan a una posición estable (Denny y Blanchette, 2000). Algunos organismos muestran adaptaciones a los cambios en magnitud de la hidrodinámica del ambiente intermareal (Denny, 1985; Koehl, 1984; Denny, 1988; Denny y Blanchette, 2000), adhiriéndose pasivamente (mediante la secreción de pegamento) o activamente al sustrato (mediante sus apéndices; Lau y Martínez, 2003). El peso, el área expuesta de los organismos y el área que proyectan sobre el sustrato son importantes en las adaptaciones utilizadas en sitios hidrodinámicamente activos.

Son pocos los trabajos que describen el efecto de la velocidad del flujo del agua en la respuesta conductual de los animales. En cangrejos ermitaños existe únicamente un trabajo (Hahn, 1998) en el que el autor manipuló directamente la condición ambiental del flujo del agua sobre la selección de conchas de gasterópodos por cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus seurati*. El trabajo describe que los cangrejos ermitaños recolectados en zonas con flujos de altas velocidades seleccionaron conchas más pesadas que los ermitaños recolectados en zonas sin flujo. Sin embargo, los experimentos de Hahn combinaron el efecto de la experiencia previa con el efecto del flujo del agua en la selección de *C. seurati* por las conchas.

En este estudio utilizamos al cangrejo ermitaño *C. californiensis* como modelo de estudio. Este cangrejo utiliza al menos 18 especies de conchas de gasterópodos en el intermareal rocoso de la Playa Troncones, en el estado de Guerrero (Arce y Alcaraz, 2011). La hidrodinámica en esta zona intermareal tiene una influencia en la ocupación de conchas de gasterópodos por los ermitaños de *C. californiensis*. Las conchas de *Nerita scabricosta* son ocupadas con mayor frecuencia en zonas protegidas del oleaje, mientras que *Stramonita biserialis* es ocupada en ambas zonas (Arce y Alcaraz, 2011).

Herce (2012) sugiere que éste patrón de ocupación de conchas de gasterópodos por los cangrejos ermitaños puede estar influenciado por la hidrodinámica a lo largo del gradiente intermareal, ya que los cangrejos que viven en la zona expuesta usan conchas de la misma especie de gasterópodo con morfometría diferente y más grandes que los cangrejos de las zonas protegidas. Los cangrejos ermitaños responden a las presiones hidrodinámicas impuestas por el intermareal a través de la explotación de las variantes morfológicas de las conchas de los gasterópodos. Casillas (2011) por su parte observó que estos mismos ermitaños ocupan conchas de tipo cónico en zonas expuestas al oleaje y ocupan conchas de tipo globoso en zonas protegidas, por lo que estudió las propiedades hidrodinámicas de estos tipos de conchas sugiriendo que las conchas cónicas reducen el arrastre en condiciones de flujo fuerte y las conchas globosas generan inestabilidad aumentando la fuerza de arrastre que los ermitaños experimentan dentro de las mismas.

Las conchas de *Stramonita* y *Nerita* presentan características contrastantes, la primera es de paredes gruesas, lo que la hace relativamente pesada, además es cónica, con el área

expuesta al flujo y área proyectada sobre el sustrato reducida. Las conchas de *Nerita* tienen paredes delgadas por lo que son relativamente ligeras, son globosas, presentan un área expuesta al flujo y un área proyectada sobre el sustrato mayores que las conchas de *Stramonita*. Los cangrejos que utilizan conchas de *Stramonita* ocupan conchas más pesadas en las zonas expuestas al oleaje que en las zonas protegidas, en cambio los cangrejos que utilizan *Nerita* no muestran diferencias en el peso de las conchas que ocupan en ambas zonas del intermareal (Arce y Alcaraz, 2011). La ocupación diferencial de conchas puede ser evidencia de una respuesta a los flujos de agua de intensidad variada que en consecuencia generan fuerzas de arrastre.

El peso de la concha, el área expuesta al flujo de agua y el área de la superficie proyectada sobre el sustrato de las conchas pueden ser factores importantes que influyan en la energía que los ermitaños requieren invertir para permanecer unidos al sustrato, considerando que el peso ejerce una fuerza vertical en sentido opuesto a la fuerza de sustentación, el área proyectada sobre el sustrato tiene un efecto vertical en la misma dirección que la fuerza de sustentación y el área expuesta ejerce un efecto horizontal en la misma dirección que la fuerza de arrastre. En el presente trabajo se evalúa si la ocupación y selección de diferentes tamaños de conchas de gasterópodos por *C. californiensis* puede explicarse a través de las diferencias en el costo energético de vivir en un sistema hidrodinámicamente estresante. La ocupación y selección de los cangrejos por las conchas de gasterópodos podría explicarse por factores de arrastre y sustentación del ambiente en el que se encuentran. La predicción general del trabajo es que los cangrejos ermitaños que ocupen conchas de *Stramonita* (relativamente pesadas, con un área expuesta al flujo y proyectada sobre el sustrato reducidas) obtendrán mayores beneficios en sitios con una acción fuerte del oleaje que los cangrejos que ocupen conchas de *Nerita* (relativamente ligeras, con un área expuesta al flujo y proyectada sobre el sustrato mayores).



#### 4. HIPÓTESIS

Si el peso de un cuerpo sumergido contribuye a disminuir el efecto de las fuerzas hidrodinámicas, los cangrejos con conchas más pesadas pagarán menor costo energético de sujeción al sustrato en condiciones de oleaje que los ermitaños con conchas más ligeras.

Si el área expuesta al flujo y el área de la superficie proyectada sobre el sustrato de un cuerpo sumergido contribuyen a aumentar el efecto de las fuerzas hidrodinámicas, los cangrejos ocupando conchas de *Nerita* pagarán mayor costo energético de sujeción al sustrato en condiciones de oleaje que los ermitaños ocupando conchas de *Stramonita*, lo cual podría explicar el uso y la selección de conchas con menores área expuesta y área proyectada en un sistema hidrodinámicamente activo.

## 5. OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Evaluar la ocupación y selección de *Calcinus californiensis* por conchas de gasterópodos de diferentes especies y tallas en diferentes condiciones de oleaje, así como las consecuencias energéticas asociadas a su uso.

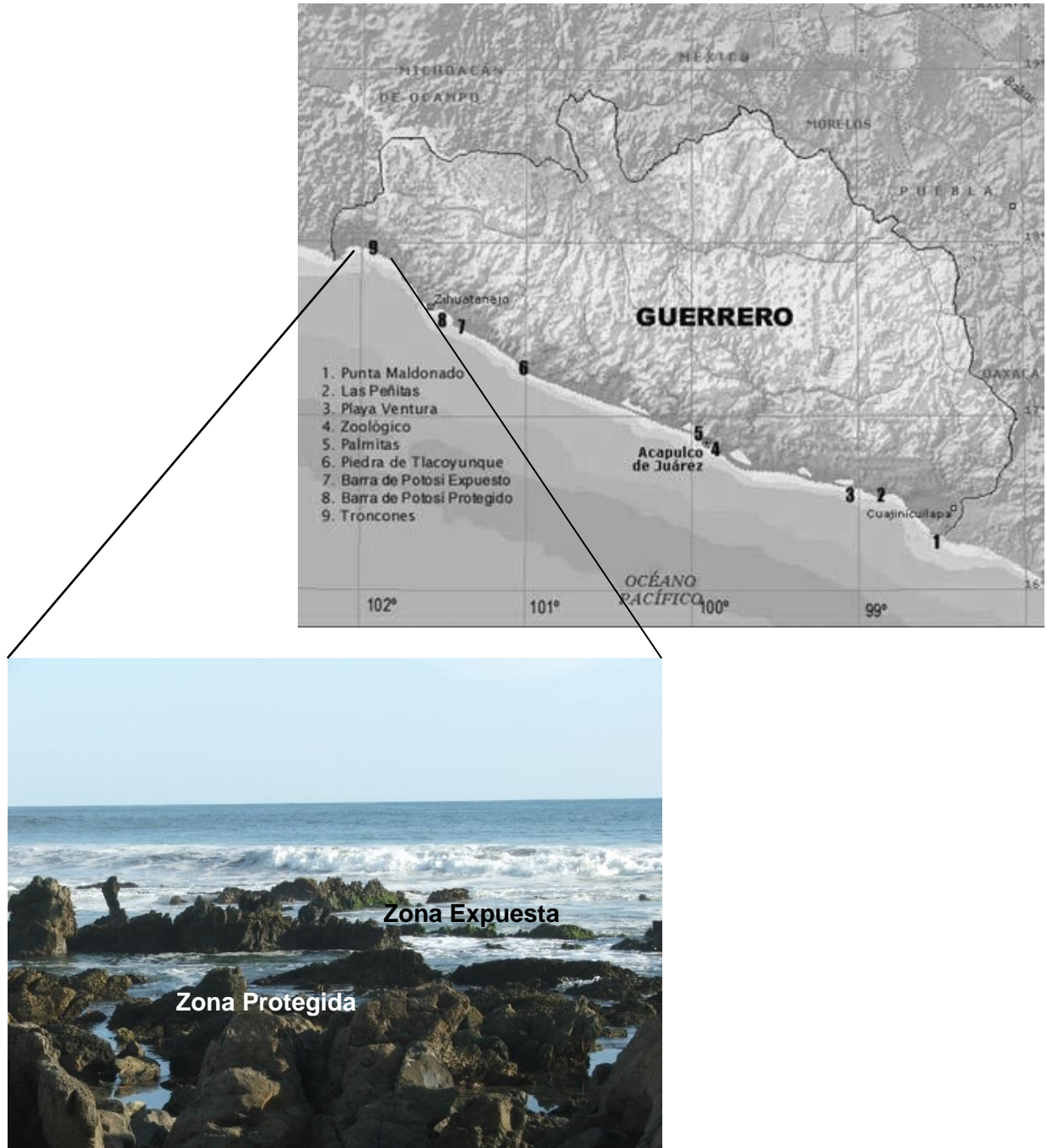
### OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir el patrón de ocupación de diferentes tallas de conchas *Stramonita biserialis* y *Nerita scabricosta* por los cangrejos ermitaños en zonas protegidas y expuestas al oleaje en el intermareal rocoso de Troncones, Guerrero.
- Evaluar la selección por la talla de las conchas *Stramonita* y *Nerita* en *C. californiensis* en condiciones estáticas y de simulación de oleaje.
- Evaluar los costos energéticos generados por la ocupación de diferentes especies y tallas de conchas en condiciones de simulación de oleaje.

## 6. DESCRIPCIÓN DE SITIO DE ESTUDIO

Playa Troncones, Guerrero, es el sitio donde se llevó a cabo la colecta de organismos (Figura 1). El sitio se ubica al norte de la región de la Costa Grande, en el municipio de la Unión (Carranza et al., 1975), entre los paralelos 17° 47' 35" Norte, y los meridianos 101° 44' 46.6" Oeste. El tipo de clima en esta región se caracteriza por tener una temperatura media superior a los 18°C todos los meses y una tasa de precipitación mayor a la tasa de evaporación durante todo el año, de acuerdo con el sistema de clasificación climático de Köpen modificado por García (1981).

Playa Troncones es una playa compuesta por rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del cuaternario. La superficie presenta macizos fijos, de textura áspera y con gran cantidad de grietas y fisuras (García et al., 2004). La pendiente registrada en la zona es de 28.4° y durante la marea alta el nivel del mar golpea gran parte de la región rocosa. La zona expuesta, en donde el impacto del oleaje es mayor presenta flujos con velocidades de al menos 1.5 m s<sup>-1</sup> (Casillas, 2011). Las grietas y fisuras de las rocas permiten la circulación del agua de mar durante la marea alta, la acumulación de agua y la formación de pozas de marea en la zona protegida del oleaje. Se pueden observar numerosas pozas de marea con irregularidad en sus depresiones y tamaños diferentes. Las pozas de marea presentan flujos de agua con velocidades bajas y se localizan aproximadamente a cinco metros de la marea más alta. Las pozas de marea son un espacio de refugio para diversos organismos al estrés característico de los ambientes intermareales que es generado en las zonas expuestas al oleaje. La protección se debe a que las rocas son resistentes y evitan el impacto directo del oleaje sobre éstas zonas, dejando fluir el agua con una menor fuerza hidrodinámica (Denny y Gaines, 2007).



**Figura 1.** Ubicación del sitio de estudio en el estado de Guerrero y fotografía que muestra la zona protegida y la zona expuesta del intermareal rocoso. En la primera fotografía Playa Troncones está simbolizada con el número 9. Tomada de García et al., 2004.

## 7. MÉTODO

### RECOLECTA Y MANTENIMIENTO DE ORGANISMOS

Los cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus californiensis* se recolectaron manualmente durante la marea baja (entre 16:00 y 18:00 horas) en el intermareal de Playa Troncones en agosto del 2014 y abril del 2015. Los cangrejos ermitaños que se utilizaron en este estudio fueron machos. Los organismos recolectados en agosto del 2014 se utilizaron para el análisis de ocupación de conchas. Los organismos recolectados en abril del 2015 se utilizaron para los experimentos de selección y de costos energéticos.

Los organismos recolectados se trasladaron al laboratorio en frascos individuales para evitar el intercambio de concha entre ellos. En el laboratorio, los cangrejos en sus frascos se sumergieron dentro de recipientes de plástico (20 L) con flujo de agua generado por una cabeza de poder (capacidad de  $500 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$ ), permitiendo el recambio de agua entre los frascos individuales y el tanque general. Las condiciones físico-químicas del agua se mantuvieron constantes para el mantenimiento de los organismos y para todos los experimentos, con aireación continua, temperatura de  $28 \pm 1^\circ\text{C}$ , fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad y salinidad de 35 ‰. La alimentación de los organismos consistió en pellets comerciales para organismos tropicales bentónicos adicionados con carotenos (New Life Spectrum®, 3 mm, 0.02 g). Los cangrejos se alimentaron con un pellet cada dos días.

### TRABAJO DE GABINETE

Los cangrejos ermitaños se extrajeron de las conchas que ocupaban al finalizar cada experimento. Los organismos se extrajeron aplicando calor en el ápice de sus conchas (Kellog, 1976) con la punta caliente de una pistola de silicón. El sexo de los cangrejos se determinó con base en la presencia de un par de gonoporos en la región torácica ventral, localizados en la base del quinto par de pereiópodos para los machos (Mantelatto et al., 2009). Los cangrejos y las conchas que ocupaban se midieron con el uso de un vernier (TRUPER®;  $\pm 0.01\text{mm}$ ) y una balanza de plato de campo (OHAUS®;  $\pm 0.01\text{g}$ ). Las medidas de los ermitaños que se registraron fueron la longitud de cefalotórax y el peso húmedo. Las

conchas que ocupaban los ermitaños se secaron a temperatura ambiente y se pesaron en balanza de plato.

Adicionalmente, se registraron las siguientes medidas morfométricas de las conchas que ocuparon los ermitaños al finalizar el experimento de selección de talla de conchas y el experimento de costos energéticos: longitud de la concha, longitud de la espira, área expuesta al flujo y área proyectada sobre el sustrato. La longitud de la concha se obtuvo midiendo con un vernier digital la dimensión máxima de la concha en paralelo al plano de la apertura. La longitud de la espira de las conchas se obtuvo midiendo con un vernier digital la distancia entre el ápice de la concha y el espiral del cuerpo principal en un plano paralelo a la columela (Rochette et al., 2007).

El área transversal de las conchas expuesta al flujo se estimó a través de la medición del área de las caras de las conchas que reciben el mayor impacto de la velocidad del flujo de agua. El área de la cara del ápice de las conchas *Stramonita* y el área de la cara que abarca el eje antero-posterior de la columela de las conchas *Nerita* se midieron a través del software analizador de imágenes Image J. Las caras de las conchas expuestas al impacto del flujo se establecieron en base a resultados reportados por Casillas (2011) que demuestran que el eje más largo de las conchas que ocupan los cangrejos está alineado paralelamente con la dirección del flujo. Las fotografías se tomaron con una cámara Casio Exilim EX-F1 colocando las conchas a 40 cm del lente de la cámara.

El área longitudinal de las conchas proyectada sobre el sustrato se estimó a través de la medición del área de la superficie dorsal de las conchas con una vista desde 40 cm de altura. El área de la superficie dorsal de las conchas está orientada perpendicularmente a la dirección del flujo y se midió a través del software analizador de imágenes Image J. Las fotografías se tomaron colocando las conchas en posición dorsal a 40 cm del lente de la cámara. Se colocó una pequeña regla junto a la concha como medida de referencia en todas las fotografías.

## OCUPACIÓN DE CONCHAS

La ocupación de conchas se evaluó a partir de organismos recolectados en conchas intactas de las especies *Stramonita biserialis* y *Nerita scabricosta* en dos zonas del intermareal (*zona protegida* del oleaje y *zona expuesta* al oleaje). Las zonas protegidas y expuestas al oleaje se establecieron de acuerdo a la velocidad media del agua registrada por Arce y Alcaraz (2011) en el sitio de estudio. La zona protegida se estableció considerando una velocidad media de  $1 \text{ cm s}^{-1}$  (intervalo de  $0.3$  a  $2 \text{ cm s}^{-1}$ ), mientras que la zona expuesta se estableció considerando una velocidad media de  $57.3 \text{ cm s}^{-1}$  (intervalo de  $22$  a  $178 \text{ cm s}^{-1}$ ). La velocidad del agua se estimó como la media de las velocidades más altas alcanzadas en 5 minutos como está descrito en Argüelles et al. (2009). La velocidad se midió con un flujómetro (Global Water,  $\pm 0.01 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Los experimentos de selección de talla de conchas y la medición de costos energéticos se llevaron a cabo con organismos recolectados manualmente ocupando las dos especies de concha en las pozas de marea. La ocupación de conchas de la especie *Stramonita* se analizó en 45 individuos de la *zona protegida* y 36 de la *zona expuesta*, mientras que la ocupación de la especie *Nerita* se analizó en 30 individuos de la *zona protegida* y 14 de la *zona expuesta*. El peso de las conchas ocupadas se utilizó como medida indirecta de la talla de la concha.

Se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA, por sus siglas en inglés) para determinar si la talla de las conchas ocupadas difirió entre especies de conchas y zonas del intermareal, utilizando el peso del cangrejo como covariable. Las diferencias en la talla de las conchas ocupadas entre los grupos se determinaron utilizando un análisis *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales (Hill y Lewicki, 2006). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa STATISTICA 7.0.

## SELECCIÓN DE TALLA DE CONCHAS

Los experimentos de selección de talla de conchas se llevaron a cabo con organismos recolectados manualmente ocupando las dos especies de concha en las pozas de marea. La selección de talla de conchas por los cangrejos ermitaños en *ausencia de oleaje* se estimó en 42 individuos ocupando conchas *Stramonita biserialis* y en 18 individuos ocupando conchas *Nerita scabricosta*. La selección de talla de conchas en *presencia de oleaje* simulado se estimó en 42 individuos ocupando *Stramonita* y en 18 individuos ocupando *Nerita*. Los organismos recolectados se trasladaron en frascos individuales al laboratorio en donde permanecieron 3 horas en condiciones de mantenimiento.

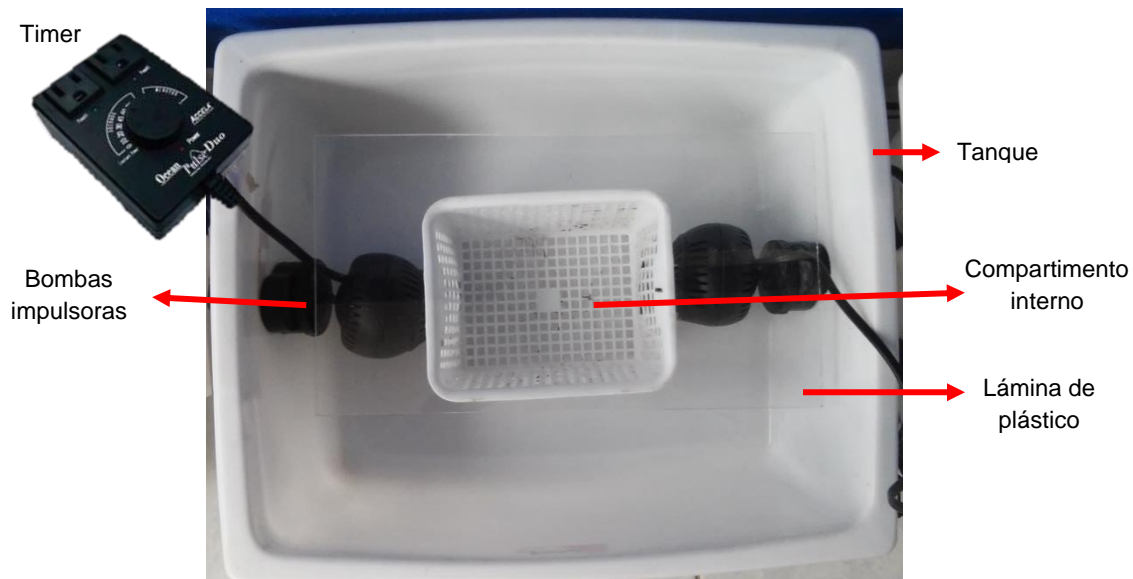
Los experimentos de selección se realizaron el mismo día de la recolecta de los cangrejos con las conchas que ocupaban en el campo y después de que los organismos se alimentaron. Los experimentos se realizaron de manera separada para cada especie de concha evaluada, es decir, los organismos seleccionaron talla de las especies de conchas en las que se recolectaron. Se utilizaron diferentes cangrejos para estimar la selección de talla de concha en condiciones de *ausencia de oleaje* y de *presencia de oleaje*. Los individuos recolectados en cada especie de concha se asignaron de manera aleatoria a uno de los dos grupos experimentales: (1) cangrejos que seleccionaron *sin oleaje* y (2) cangrejos que seleccionaron *con oleaje*. Los cangrejos se evaluaron de manera individual colocándolos en sus respectivos sistemas experimentales con un tiempo de aclimatación de una hora previa al experimento. Al inicio del experimento se colocaron 15 conchas vacías de tallas variadas. Los organismos fueron motivados a salir de su concha y a cambiarse a una diferente colocando una pinza en sus conchas iniciales. Los ensayos tuvieron una duración de 24 horas en las condiciones de los sistemas experimentales. La concha ocupada por el cangrejo al término del experimento se consideró la concha seleccionada. Los cangrejos se extrajeron de sus conchas al finalizar los experimentos. El peso de las conchas seleccionadas se utilizó como medida principal de la talla de la concha. Los individuos fueron utilizados una sola vez para los experimentos.

Las diferencias de las variables morfométricas en las conchas de *Stramonita* y *Nerita* que los cangrejos seleccionaron en condiciones *sin oleaje* y *con oleaje* se analizaron con ANCOVAs. En todos los análisis se utilizó el peso del cangrejo como covariable. Las



variables morfométricas de las conchas que se incluyeron en el análisis fueron: el peso, la longitud de la espira, el área expuesta al flujo, el área proyectada sobre el sustrato y la longitud. Se realizó un análisis para cada variable morfométrica de las conchas. Las diferencias en las variables de las conchas seleccionadas entre los grupos se determinaron con un análisis *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales.

Los experimentos de selección por conchas de diferente talla se realizaron en un sistema experimental *sin oleaje* y en un sistema *con oleaje* simulado. El sistema experimental *sin oleaje* consistió en un compartimento rectangular de malla (0.4 mm) de 0.9 L (12 cm de largo x 10 cm de ancho x 8 cm de altura) sumergido dentro de un tanque de 14 L (35 cm de largo x 20 cm de ancho x 20 cm de altura) para mantener la temperatura y aireación del agua del tanque dentro del compartimento de malla. El compartimento se cubrió con una lámina de plástico transparente para evitar la fuga de los ermitaños de esta área. El sistema experimental *con oleaje* fue igual al sistema *sin oleaje*, la diferencia consistió en que el tanque se equipó con 2 bombas de circulación OCEANSTREAM™, las cuales utilizaron impulsores “PaddleDisc™” que generaron flujos de agua sobre el área del compartimento (Figura 2). Las bombas de circulación se conectaron a un timer que alternó los ciclos de simulación de oleaje cada diez segundos de manera intermitente. El tiempo de regulación de la simulación de oleaje se estableció en base al tiempo en que entra cada ola a la zona intermareal de Playa Troncones (aproximadamente 12 segundos, *observación personal*).



**Figura 2.** Fotografía del tanque utilizado para el experimento *con oleaje* mostrando el tanque, el compartimento interno en donde los cangrejos seleccionaron las conchas, la lámina de plástico, las bombas impulsoras y el timer regulador de los ciclos del oleaje simulado.

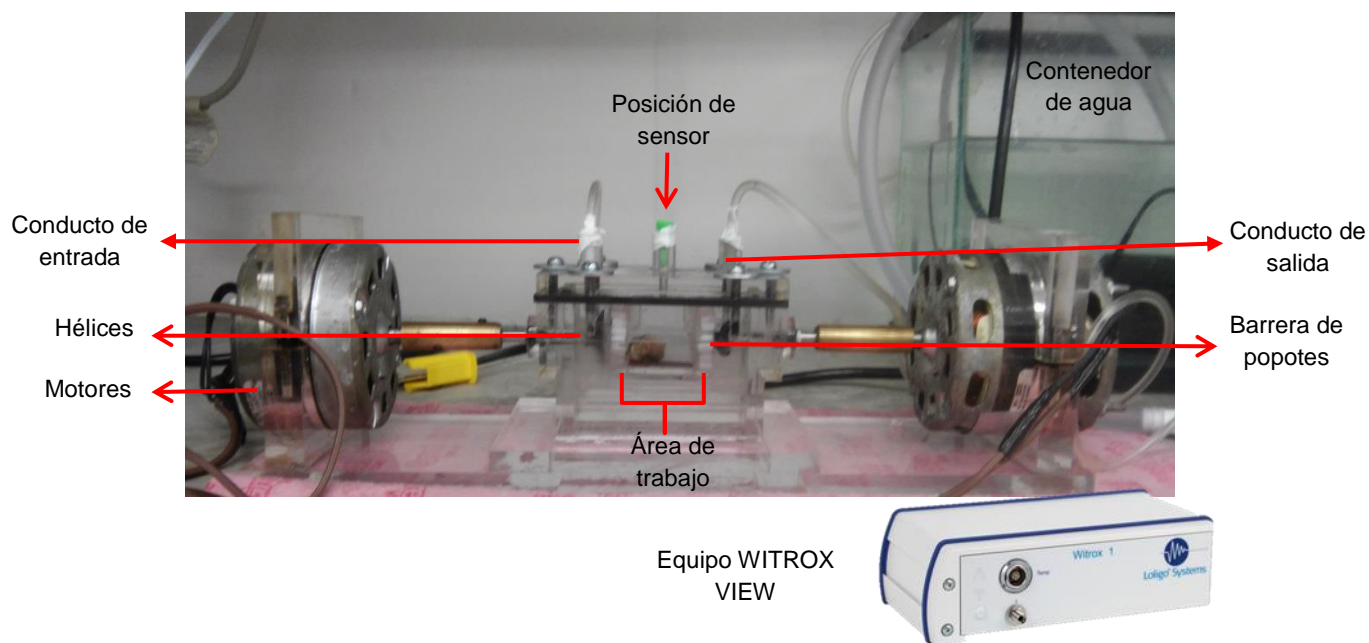
## **COSTOS ENERGÉTICOS DE USAR DIFERENTES CONCHAS**

Se recolectaron 22 cangrejos ocupando conchas *Stramonita* y 24 cangrejos ocupando conchas *Nerita*. Los organismos se trasladaron en frascos individuales al laboratorio en donde se aclimataron al menos 9 días a las condiciones de mantenimiento. Los cangrejos recolectados en cada especie de concha se asignaron al azar a dos grupos experimentales. Al primer grupo (*Stramonita* n=11; *Nerita* n=12) se les asignaron conchas 50% ajustadas (relativamente ligeras) y a la otra mitad se le asignaron conchas 150% holgadas (relativamente pesadas). La talla de los cangrejos se estimó midiendo la longitud de la quela derecha de cada cangrejo con la finalidad de no causar estrés en los organismos al extraerlos de su concha antes del experimento. El peso aproximado del cangrejo se calculó a partir de la ecuación que describe la relación entre el peso de los cangrejos (y) y la longitud de la quela (x):  $y=0.08x-0.14$  ( $R^2= 0.54$ ,  $p<0.05$ ); esta ecuación logró predecir de manera acertada el peso del cangrejo, el procedimiento evita sacarlos de su concha antes de

utilizarlos en los experimentos. El ajuste de las conchas se calculó utilizando la ecuación lineal que describe la relación entre el peso de la concha y el peso del cangrejo generada en los experimentos de selección en condiciones de *ausencia de oleaje*. Los cangrejos permanecieron 8 días en las conchas asignadas antes de hacer las mediciones.

Los experimentos se realizaron en una cámara respirométrica semi-cerrada con un diseño modificado a partir del tipo Blaska (Palstra y Planas, 2013; Figura 3). La cámara consistió en un espacio cerrado con un volumen de 0.07 L (8.5 cm de largo x 3.1 cm de ancho x 4 cm de altura) con una placa colocada a 1 cm de la base de la cámara (4.5 cm de largo x 3.5 cm de ancho), la cual permite la recirculación del agua dentro de la cámara. El área de trabajo interna en donde se situó a cada cangrejo se ubicó en la sección central de la cámara (3.3 cm de largo x 3.0 cm de ancho x 3 cm de altura). Se colocó una barrera de popotes de 0.5 cm de largo y 0.3 cm de diámetro, para lograr que el flujo del agua fuera laminar. El sensor para medir la concentración de oxígeno disuelto en el volumen de agua se colocó en un espacio situado en la parte superior de la sección central de la cámara. La entrada y salida del agua se situaron en los extremos de la parte superior de la cámara para que el agua circulara a partir de un contenedor de agua (10 L). En ambos extremos de la cámara se colocaron dos hélices acopladas a motores que se ubicaban en la parte exterior. Las hélices generaron flujos de agua sobre el área de popotes y más adelante al área de trabajo. Los motores se conectaron a un timer que alternó los ciclos de simulación de oleaje cada diez segundos de manera intermitente. La velocidad del flujo del agua en la cámara fue de  $24.40 \pm 0.67 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  EE.

La concentración de oxígeno disuelto en el agua se midió utilizando un sensor de fibra óptica que se conectó a un equipo WITROX<sup>MT</sup>. El equipo WITROX<sup>MT</sup> transmitió la medición y el software WitroxView la codificó en una PC permitiendo un registro de la concentración del oxígeno disuelto en tiempo real. La temperatura fue monitoreada continuamente mediante un sensor que fue conectado al equipo WITROX<sup>MT</sup>.



**Figura 3.** Fotografía de la cámara respirométrica mostrando el área de trabajo donde los cangrejos se situaron, las barreras de popotes, el espacio donde se posicionó el sensor, los conductos de entrada y salida, el contenedor de agua, las hélices acopladas a los motores, y el equipo WITROX<sup>MT</sup>.

La alimentación de los cangrejos ermitaños se suspendió 24 horas antes de dar inicio a los experimentos. Los ermitaños se aclimataron a las condiciones de la cámara respirométrica 1 hora antes de comenzar las mediciones. Los experimentos se realizaron entre las 08:00 y las 13:00 horas. Se realizaron dos ensayos por día. La concentración de oxígeno disuelto se registró cada minuto por un periodo de 50 minutos en la cámara cerrada en condiciones de *ausencia de oleaje*. Posteriormente se encendieron las bombas que simulan el oleaje dentro de la cámara y se tomó registro automatizado de la concentración de oxígeno disuelto cada minuto por un período de 50 minutos. Diariamente se realizó un experimento control sin organismo en condiciones de *ausencia de oleaje* y *presencia de oleaje*. Los valores de consumo de oxígeno de los animales se corrigieron por los valores obtenidos de la cámara control.

La tasa de consumo de oxígeno ( $MO_2$ ,  $mgO_2 h^{-1}$ ) se calculó a partir del cambio de la concentración de oxígeno disuelto respecto al tiempo, es decir, de la pendiente obtenida de la relación entre la concentración de oxígeno disuelto y el tiempo que permaneció cerrada la

cámara respirométrica. El valor obtenido se multiplicó por el volumen de agua en la cámara (0.07 L Cech y Brauner, 2011).

Los cangrejos se extrajeron de sus conchas como se describió anteriormente. Los valores de la tasa de consumo de oxígeno y del peso de los cangrejos se transformaron a valores de su logaritmo natural. Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés) para determinar si la tasa de consumo de oxígeno en *ausencia de oleaje* difirió entre ajustes y especies de conchas. Las diferencias en la tasa de consumo de oxígeno entre los grupos se determinaron con un análisis *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales.

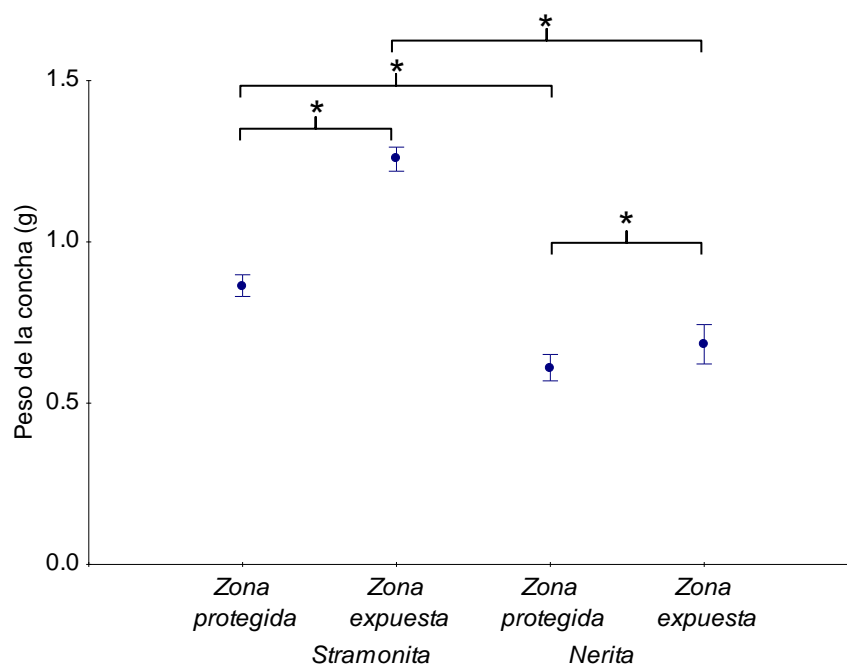
El costo energético generado por la simulación del oleaje en los cangrejos ocupando las diferentes especies y ajustes de conchas se calculó a partir de la diferencia entre la tasa de consumo de oxígeno en condiciones de *ausencia de oleaje* y la tasa de consumo de oxígeno en condiciones de *presencia de oleaje*. Se utilizó un ANOVA factorial para examinar si el costo energético de los ermitaños difirió entre especies de conchas y ajustes de conchas. Las diferencias en el costo energético entre los grupos se estimaron con un análisis *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales.

Las diferencias de las variables morfométricas en las conchas *ajustadas* y *holgadas* de las especies *Stramonita* y *Nerita* que los cangrejos ocuparon se analizaron con ANOVAs. Las variables morfométricas de las conchas que se incluyeron en el análisis fueron: el peso de, la longitud de la espira, el área expuesta al flujo, el área proyectada sobre el sustrato y la longitud. Se realizó un análisis para cada variable morfométrica de las conchas. Posteriormente, las diferencias en las variables de las conchas entre los grupos se determinaron con un análisis *post-hoc* de Tukey HSD para medias desiguales.

## 8. RESULTADOS

### OCUPACIÓN DE CONCHAS

Los cangrejos ocuparon conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* diferentes en cuanto a su talla en función de la zona del intermareal en la que fueron recolectados (ANCOVA:  $F_{(3,120)} = 50.57$ ,  $p < 0.001$ ; Figura 4 y Tabla 1). Los cangrejos en conchas de *Stramonita* ocuparon conchas más holgadas (más pesadas) respecto a su peso corporal que los cangrejos en conchas de *Nerita* tanto en la *zona protegida* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p < 0.001$ ) como en la *zona expuesta* ( $p < 0.001$ ). Los organismos en *Stramonita* ocuparon conchas más holgadas en la zona expuesta que los organismos en la zona protegida ( $p < 0.001$ ), mientras que los organismos en *Nerita* ocuparon conchas de talla similar en las *zonas protegidas* y en las *zonas expuestas* ( $p = 0.83$ ). El peso de las conchas de *Stramonita* y *Nerita* ocupadas por los ermitaños covarió con el peso del cangrejo (covariable:  $F_{(3,120)} = 265.74$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla 1).



**Figura 4.** Peso promedio y error estándar de las conchas ocupadas por *C. californiensis* en la zona protegida y la zona expuesta al oleaje en *Stramonita* y *Nerita*, utilizando el peso del cangrejo como covariable. Las diferencias significativas se indican con el símbolo (\*).

**Tabla 1.** Resultados del análisis de covarianza que examinó la variación en el peso de las conchas ocupadas por *C. californiensis* en las especies *Stramonita* y *Nerita* en la zona protegida y en la zona expuesta al oleaje del intermareal, utilizando el peso del cangrejo como covariable.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	p
Peso cangrejo (g)	13.22	1	13.22	265.74	<0.001
Especie de concha/oleaje	7.55	3	2.52	50.57	<0.001
Error	5.97	120	0.05		

$R^2 = 0.81$  ( $R^2$  corregida = 0.80); g.l: grados de libertad

## SELECCIÓN DE TALLA DE CONCHAS

### a) Selección de conchas

Los cangrejos seleccionaron conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* diferentes en cuanto a el peso (ANCOVA:  $F_{(3,115)}=131.41$ ,  $p<0.001$ ). Los cangrejos recolectados en *Stramonita* seleccionaron conchas más holgadas (más pesadas) relativas a su peso que los cangrejos recolectados en *Nerita* tanto en el tratamiento *sin oleaje*, como en el tratamiento *con oleaje* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p<0.001$ ). Los organismos en *Stramonita* seleccionaron conchas más holgadas en el tratamiento *con oleaje* que los organismos en el tratamiento *sin oleaje* ( $p<0.001$ ). Por su parte, los organismos en *Nerita* seleccionaron, conchas más holgadas en el tratamiento *sin oleaje* que los organismos del tratamiento *con oleaje* ( $p<0.001$ ). El peso de las conchas de *Stramonita* y *Nerita* seleccionadas por los ermitaños covarió con el peso del cangrejo (covariable:  $F_{(3,115)}=784.78$ ,  $p<0.001$ ; Tabla 2).

### b) Caracterización de las conchas seleccionadas

Las conchas seleccionadas de las especies *Stramonita* y *Nerita* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* difirieron en cuanto a la longitud de la espira (ANCOVA:  $F_{(3,115)}=44.89$ ,  $p<0.001$ ), el área expuesta al flujo (ANCOVA:  $F_{(3, 98)}=12.04$ ,  $p<0.001$ ), el área proyectada sobre el sustrato (ANCOVA:  $F_{(3,115)}=54.41$ ,  $p<0.001$ ) y la longitud de la concha (ANCOVA:  $F_{(3,115)}=33.04$ ,  $p<0.001$ ; Figura 5 y Tabla 2). Las variables morfométricas de las conchas *Stramonita* y *Nerita* seleccionadas por los ermitaños covariaron con el peso del cangrejo (Tabla 2).

Las conchas seleccionadas de *Stramonita* seleccionaron conchas presentaron mayor longitud de espira que las conchas de *Nerita* tanto en el tratamiento *sin oleaje*, como en el tratamiento *con oleaje* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p<0.001$ ). Las conchas de *Stramonita* tuvieron mayor longitud de espira en el tratamiento *con oleaje* que las conchas en

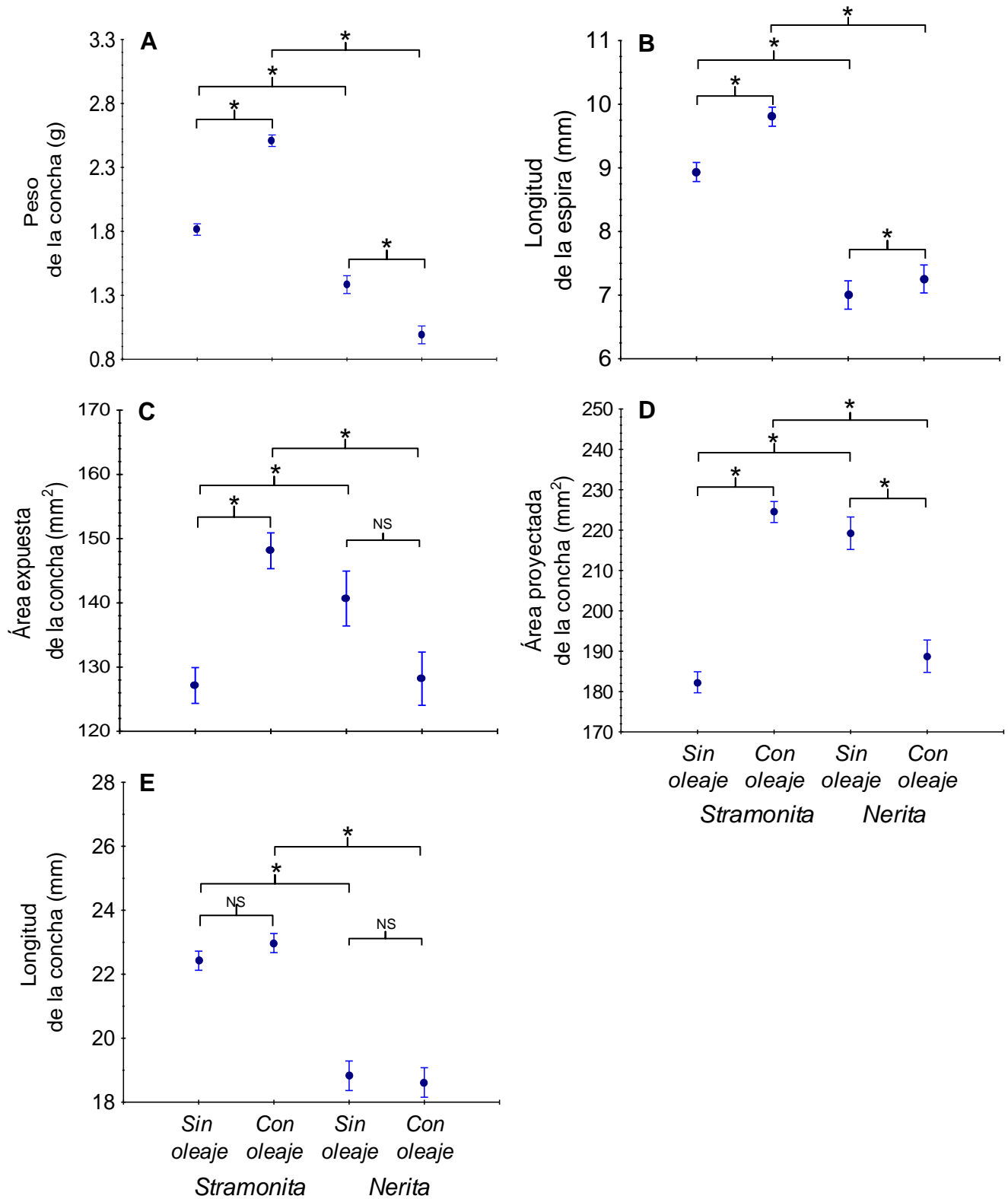


el tratamiento *sin oleaje* ( $p < 0.001$ ). Por su parte, las conchas de *Nerita* tuvieron longitud de espira similar en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* ( $p = 0.70$ ).

Las conchas seleccionadas de *Stramonita* presentaron menor área expuesta al flujo que las conchas *Nerita* en el tratamiento *sin oleaje* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p < 0.001$ ), mientras que las conchas de *Stramonita* tuvieron mayor área expuesta al flujo que las conchas de *Nerita* en el tratamiento *con oleaje* ( $p < 0.001$ ). Las conchas de *Stramonita* tuvieron mayor área expuesta al flujo en el tratamiento *con oleaje* que las conchas en el tratamiento *sin oleaje* ( $p < 0.001$ ). Por su parte, las conchas de *Nerita* presentaron área expuesta al flujo similar en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* ( $p = 0.91$ ).

Las conchas seleccionadas de *Stramonita* presentaron menor área proyectada sobre el sustrato que que las conchas de *Nerita* en el tratamiento *sin oleaje* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p < 0.001$ ), mientras que las conchas de *Stramonita* tuvieron mayor área proyectada sobre el sustrato que las conchas de *Nerita* en el tratamiento *con oleaje* ( $p < 0.001$ ). Las conchas de *Stramonita* presentaron mayor área proyectada sobre el sustrato en el tratamiento *con oleaje* que las conchas en el tratamiento *sin oleaje* ( $p < 0.001$ ). Por su parte, las conchas de *Nerita* tuvieron mayor área proyectada sobre el sustrato en el tratamiento *sin oleaje* que las conchas en el tratamiento *con oleaje* ( $p < 0.001$ ).

Las conchas seleccionadas de *Stramonita* tuvieron mayor longitud en relación a su peso que las conchas de *Nerita* tanto en el tratamiento *sin oleaje* (Tukey HSD para medias desiguales,  $p < 0.05$ ) como en el tratamiento *con oleaje* ( $p < 0.001$ ). Las conchas de *Stramonita* presentaron longitud similar en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* ( $p = 0.56$ ). De igual manera, las conchas de *Nerita* presentaron longitud similar en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje* ( $p = 0.98$ ).



**Figura 5.** Promedio y error estándar del peso (A), longitud de la espira (B), área expuesta al flujo (C), área de la superficie proyectada sobre el sustrato (D) y longitud (E) de las conchas seleccionadas por *C. californiensis* en las especies *Stramonita* y *Nerita* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje*, utilizando el peso del cangrejo como covariable. Las letras NS indican que no existen diferencias significativas. Las diferencias significativas se indican con el símbolo (\*).

**Tabla 2.** Resultados de los análisis de covarianza que examinaron la variación en el peso (A), en la longitud de la espira (B), en el área expuesta (C), en el área proyectada sobre el sustrato (D), y en la longitud (E) de las conchas seleccionadas por *C. californiensis* en las especies *Stramonita* y *Nerita* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje*, utilizando el peso del cangrejo como covariable

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	p
<b>A.</b>					
Peso del cangrejo (g)	65.92	1	65.92	784.78	<0.001
Grupo experimental	33.11	3	11.04	131.41	<0.001
Error	9.66	115	0.08		
<b>B.</b>					
Peso del cangrejo (g)	81.20	1	81.20	104.60	<0.001
Grupo experimental	104.54	3	34.84	44.89	<0.001
Error	79.18	115	0.78		
<b>C.</b>					
Peso del cangrejo (g)	54126.52	1	54126.52	213.18	<0.001
Grupo experimental	9168.73	3	3056.24	12.04	<0.001
Error	24881.60	98	253.90		
<b>D.</b>					
Peso del cangrejo	251018.44	1	251018.44	896.34	<0.001
Grupo experimental	45715.38	3	15238.46	54.41	<0.001
Error	32205.44	115	280.05		
<b>E.</b>					
Peso cangrejo(g)	740.10	1	740.10	199.93	<0.001
Grupo experimental	366.92	3	122.31	33.04	<0.001
Error	425.70	115	3.70		

A.  $R^2 = 0.89$  ( $R^2$  corregida= 0.87); B.  $R^2 = 0.62$  ( $R^2$  corregida= 0.60); C.  $R^2 = 0.76$  ( $R^2$  corregida= 0.75); D.  $R^2 = 0.90$  ( $R^2$  corregida= 0.89); E.  $R^2 = 0.67$  ( $R^2$  corregida= 0.65); g.l: grados de libertad

## COSTOS ENERGÉTICOS DE USAR DIFERENTES CONCHAS

La talla de los cangrejos ermitaños ocupando las conchas *Stramonita* ( $\hat{x}$  peso cangrejos=  $0.41 \pm 0.02$  g EE) y *Nerita* ( $\hat{x}$  peso cangrejos=  $0.37 \pm 0.02$  g EE) fue similar ( $t_{(44)} = 1.61$ ,  $p = 0.11$ ). La tasa de consumo de oxígeno en *ausencia de oleaje* no fue diferente en los cangrejos ermitaños en cuanto al ajuste de las conchas que estos ocuparon (ANOVA:  $F_{(1,42)} = 0.84$ ,  $p = 0.36$ ; Tabla 3). La tasa de consumo de oxígeno de los cangrejos ocupando *Stramonita ajustadas* y *holgadas* en *ausencia de oleaje* fue similar (Tukey HSD para medias desiguales,  $p = 0.79$ ). Así mismo, los cangrejos que ocuparon *Nerita ajustadas* y *holgadas*

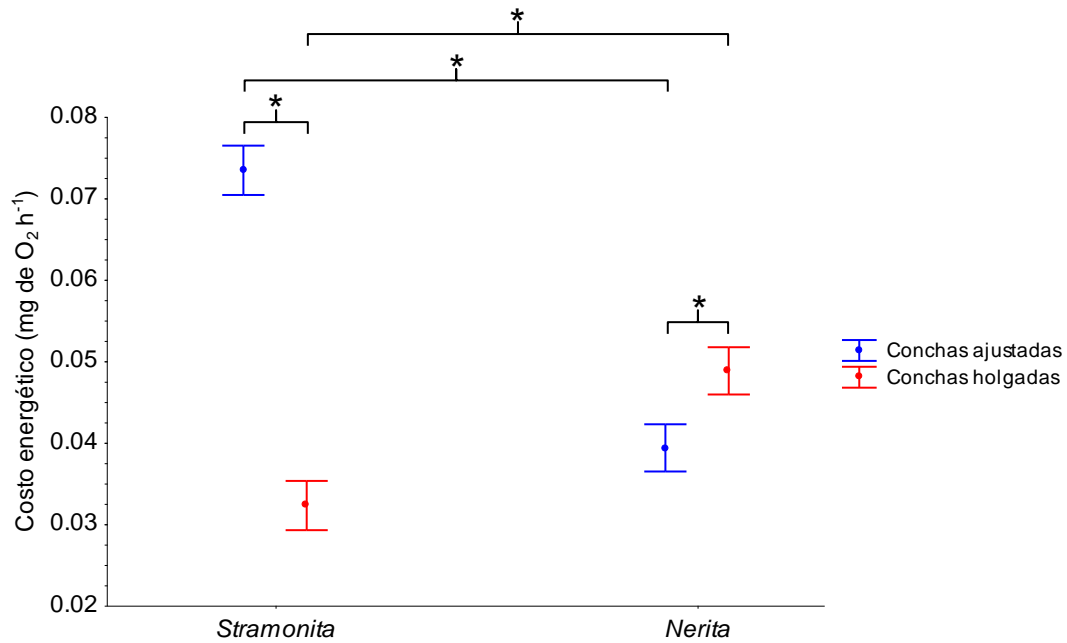
tuvieron una tasa de consumo de oxígeno similar en condiciones de *ausencia de oleaje* ( $p=0.98$ ). La tasa de consumo de oxígeno en *ausencia de oleaje* fue diferente en los cangrejos en cuanto a la especie de concha que ocuparon (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 10.77$ ,  $p<0.01$ ; Tabla 3), aunque solo la tasa de consumo de oxígeno de los cangrejos ocupando *Stramonita holgadas* fue mayor que en los cangrejos ocupando *Nerita holgadas* ( $p<0.05$ ).

**Tabla 3.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en la tasa de consumo de oxígeno de *C. californiensis* en *ausencia de oleaje* ocupando conchas *ajustadas* y *holgadas* de *Stramonita* y *Nerita*.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	<i>p</i>
Especie de concha	0.37	1	0.37	10.77	<0.05
Ajuste de la concha	0.03	1	0.03	0.84	0.36
Especie de concha*ajuste de la concha	0.005	3	0.005	0.16	0.69
Error	1.44	42	0.03		

$R^2= 0.46$  ( $R^2$  corregida= 0.44); g.l: grados de libertad

Los cangrejos ermitaños que ocuparon conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* tuvieron un costo energético asociado al oleaje diferente en función del ajuste de las conchas que ocuparon (ANOVA especie de concha\*ajuste de concha:  $F_{(3,42)}= 72.89$ ,  $p<0.001$ ; Tabla 4). Los cangrejos ermitaños que ocuparon *Stramonita ajustadas* tuvieron un costo energético 1.86 veces mayor que los cangrejos que ocuparon *Nerita ajustadas* (Tukey HSD para mediasd desiguales;  $p<0.001$ ). Los ermitaños que ocuparon *Stramonita holgadas* tuvieron un costo energético 1.51 veces menor que los cangrejos que ocuparon *Nerita holgadas* ( $p<0.001$ ). Los organismos que ocuparon *Stramonita ajustadas* tuvieron un costo energético 2.27 veces mayor que los organismos que ocuparon *Stramonita holgadas* ( $p<0.001$ ). Los ermitaños que ocuparon *Nerita ajustadas* tuvieron un costo energético 1.23 veces menor que aquellos que ocuparon *Nerita holgadas* ( $p<0.05$ ; Figura 6).



**Figura 6.** Costo energético promedio y error estándar asociado al oleaje en cangrejos ermitaños ocupando conchas ajustadas y holgadas de *Stramonita* y *Nerita*. Las diferencias significativas se indican con el símbolo (\*).

**Tabla 4.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en el costo energético del oleaje simulado en *C. californiensis* ocupando conchas *ajustadas* y *holgadas* de *Stramonita* y *Nerita*.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	p
Especie de concha	0.001	1	0.001	8.76	<0.05
Ajuste de la concha	0.003	1	0.003	28.61	<0.001
Especie de concha*ajuste de la concha	0.007	1	0.007	72.89	<0.001
Error	0.004	42	0.000		

$R^2 = 0.71$  ( $R^2$  corregida = 0.69); g.l: grados de libertad

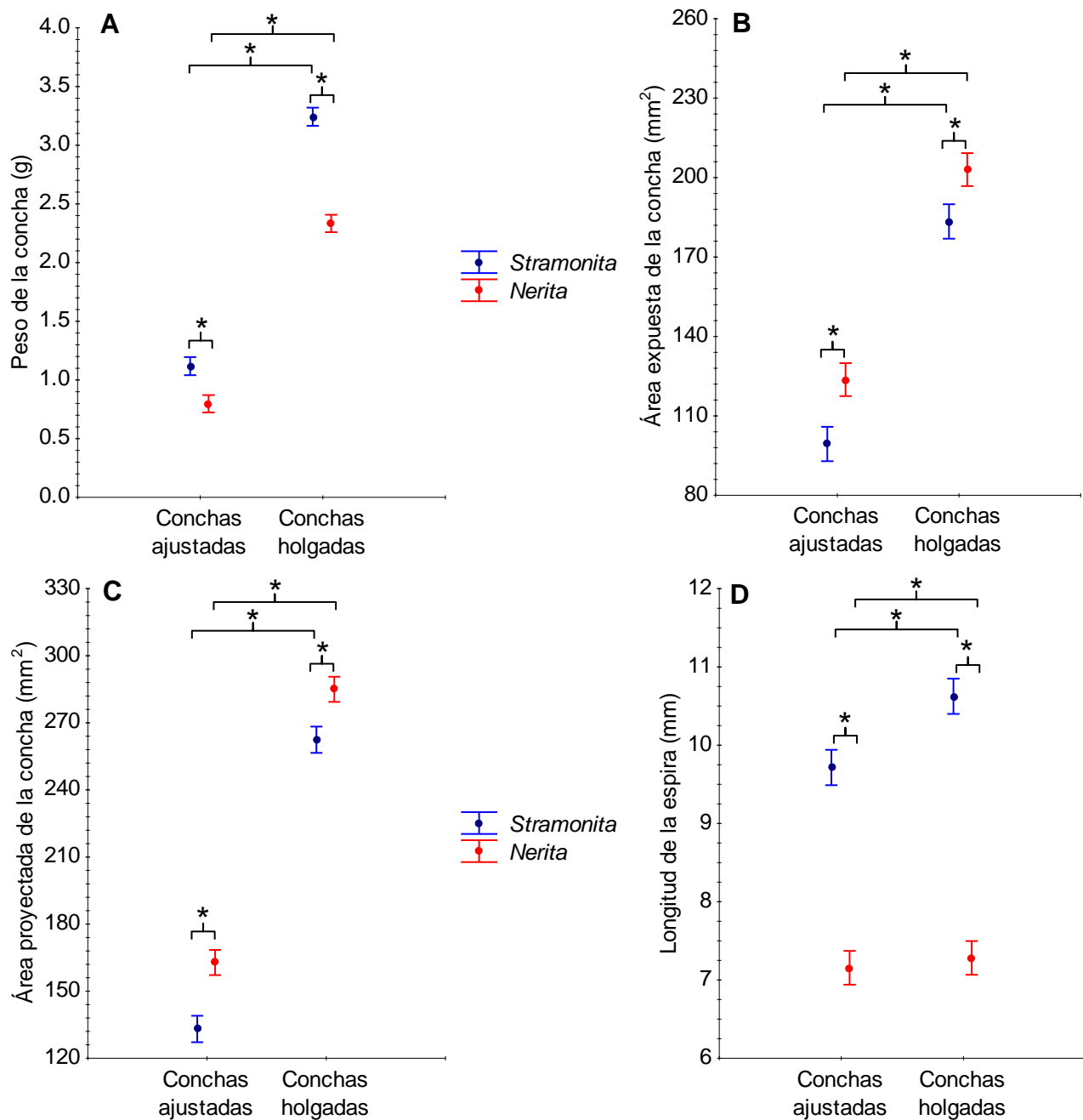
Las conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* ocupadas difirieron en cuanto a peso en función de su ajuste (ANOVA especie de concha\*ajuste de la concha:  $F_{(3,42)} = 15.10$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla 5). Las conchas de *Stramonita ajustadas* fueron más pesadas que las conchas de *Nerita ajustadas* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p < 0.05$ ); mientras que las conchas de *Stramonita holgadas* fueron más pesadas que las conchas de *Nerita holgadas* ( $p < 0.001$ ). Las conchas de *Stramonita holgadas* fueron más pesadas que las conchas *ajustadas* de la misma especie ( $p < 0.001$ ). Las conchas de *Nerita holgadas* fueron más pesadas que las conchas *ajustadas* ( $p < 0.001$ ; Figura 7).

Las conchas *Stramonita* y *Nerita* difirieron en cuanto a el área de la cara de las conchas expuesta al flujo en función de la especie de concha ocupada (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 11.89$ ,  $p<0.001$ ) y de su ajuste (ANOVA:  $F_{(1,41)}= 164.59$ ,  $p<0.001$ ; Tabla 6). El área de la cara expuesta de las conchas *Nerita ajustadas* fue mayor que el área de la cara expuesta de las conchas *Stramonita ajustadas* (Tukey HSD para medias desiguales,  $p<0.05$ ). Así mismo, el área de la cara expuesta de las conchas *Nerita holgadas* fue mayor que el área de la cara expuesta de las conchas *Stramonita holgadas* ( $p<0.05$ ). El área de la cara expuesta de las conchas *Stramonita holgadas* fue mayor que el área de la cara expuesta de las conchas *ajustadas* para la misma especie ( $p<0.001$ ). El área de la cara expuesta de las conchas *Nerita holgadas* fue mayor que el área de la cara expuesta de las conchas *Nerita ajustadas* ( $p<0.001$ ; Figura 7).

Las conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* difirieron en cuanto a el área de la superficie de las conchas proyectada sobre el sustrato en función de la especie de concha ocupada (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 20.52$ ,  $p<0.001$ ) y de su ajuste (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 474.81$ ,  $p<0.001$ ; Tabla 7). El área de la superficie proyectada de las conchas *Nerita ajustadas* fue mayor que el área de la superficie proyectada de las conchas *Stramonita ajustadas* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p<0.001$ ). Así mismo, el área de la superficie proyectada de las conchas *Nerita holgadas* fue mayor que el área de la superficie proyectada de las conchas *Stramonita holgadas* ( $p<0.01$ ). El área de la superficie proyectada de las conchas *Stramonita holgadas* fue mayor que el área de superficie proyectada de las conchas *ajustadas* para la misma especie ( $p<0.001$ ). El área de la superficie proyectada de las conchas *Nerita holgadas* fue mayor que el área de la superficie proyectada de las conchas *ajustadas* ( $p<0.001$ ; Figura 7).

Las conchas *Stramonita* y *Nerita* difirieron en cuanto a la longitud de su espira en función de la especie de concha ocupada (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 178.93$ ,  $p<0.001$ ) y de su ajuste (ANOVA:  $F_{(1,42)}= 5.50$ ,  $p<0.05$ ; Tabla 8). La longitud de la espira de las conchas *Stramonita ajustadas* fue mayor que la longitud de la espira de las conchas *Nerita ajustadas* (Tukey HSD para medias desiguales;  $p<0.001$ ). Así mismo, la longitud de la espira de las conchas *Stramonita holgadas* fue mayor que la longitud de la espira de las conchas *Nerita holgadas* ( $p<0.001$ ). La longitud de la espira de las conchas *Stramonita holgadas* fue mayor que la longitud de la espira de las conchas *ajustadas* para la misma especie ( $p<0.05$ ). La longitud

de la espira de las conchas *Nerita* fue similar entre conchas *ajustadas* y *conchas holgadas* ( $p= 0.97$ ; Figura 7).



**Figura 7.** Promedio y error estándar del peso (A), área expuesta al flujo (B), área de la superficie proyectada sobre el sustrato (C) y longitud de la espira (D) de las conchas *ajustadas* y *holgadas* de *Stramonita* y *Nerita*. Las diferencias significativas se indican con el símbolo (\*).

**Tabla 5.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en el peso de las conchas *ajustadas* y *holgadas* de las especies *Stramonita* y *Nerita* ocupadas por *C. californiensis*.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	p
Especie de concha	4.34	1	4.34	65.98	<0.001
Ajuste de la concha	38.45	1	38.45	583.83	<0.001
Especie de concha*aflujo juste de la concha	0.99	1	0.99	15.10	<0.001
Error	2.76	42	0.06		

R<sup>2</sup>= 0.93 (R<sup>2</sup> corregida=0.92); g.l: grados de libertad

**Tabla 6.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en el área expuesta de las conchas *ajustadas* y *holgadas* de las especies *Stramonita* y *Nerita* ocupadas por *C. californiensis*.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	p
Especie de concha	5535.07	1	5535.07	11.89	<0.001
Ajuste de la concha	76569.96	1	76569.96	164.50	<0.001
Especie de concha*ajuste de la concha	63.59	1	63.59	0.14	0.71
Error	19549.38	42	465.46		

R<sup>2</sup>= 0.80 (R<sup>2</sup> corregida= 0.79); g.l: grados de libertad

**Tabla 7.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en el área de la superficie proyectada sobre el sustrato de las conchas *ajustadas* y *holgadas* de las especies *Stramonita* y *Nerita* ocupadas por *C. californiensis*.

Efecto	Suma de Cuadrados	g.l	Cuadrados Medios	F	P
Especie de concha	7843.25	1	7843.25	20.52	<0.001
Ajuste de la concha	181494.38	1	181494.38	474.81	<0.001
Especie de concha*ajuste de la concha	147.02	1	147.02	0.38	0.53
Error	16054.21	42	382.24		

R<sup>2</sup>= 0.92 (R<sup>2</sup> corregida= 0.90); g.l: grados de libertad



**Tabla 8.** Resultados del análisis de varianza que examinó la variación en la longitud de la espira de las conchas *ajustadas* y *holgadas* de las especies *Stramonita* y *Nerita* ocupadas por *C. californiensis*.

<b>Efecto</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>g.l</b>	<b>Cuadrados Medios</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Especie de concha	99.93	1	99.93	178.93	<0.001
Ajuste de la concha	3.08	1	3.08	5.50	<0.05
Especie de concha*ajuste de la concha	1.76	1	1.76	3.14	0.08
Error	23.53	42	0.560		

R<sup>2</sup>= 0.81 (R<sup>2</sup> corregida= 0.80); g.l: grados de libertad

## 9. DISCUSIÓN

La supervivencia, abundancia y distribución de los organismos que habitan la zona intermareal depende del impacto de sus factores ambientales como la desecación, la temperatura, la depredación y las fuerzas hidrodinámicas (Ricketts et al., 1968; Dayton, 1971; Snyder y Rossi, 2004; Denny y Gaines, 2007; Arce y Alcaraz, 2013). Las fuerzas hidrodinámicas, de manera peculiar, imponen fuerzas de arrastre y sustentación, afectando la distribución de los organismos (Hynes, 1970; Denny y Gaines, 1990, Vogel 1994). La distribución de los organismos en zonas con alta influencia hidrodinámica está relacionada con las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que permiten a los organismos mantenerse unidos al sustrato. Los organismos pueden mantenerse unidos al sustrato de forma pasiva mediante secreciones o de manera activa desarrollando estructuras de diferentes formas y/o sujetándose con los músculos de sus apéndices (Denny, 1988; Vogel, 1994; Bell y Gosline, 1997). Los cangrejos ermitaños responden a las fuerzas hidrodinámicas manteniéndose unidos al sustrato mediante sus apéndices y portando conchas de distinta forma, tamaño y peso en las distintas zonas del intermareal, obteniendo ventajas en este ambiente (Scully. 1979; Herce, 2012). En este estudio se observó que el patrón de ocupación de conchas en el campo y la selección por diferentes tallas de las conchas de *Stramonita biserialis* y de *Nerita scabricosta* por *Calcinus californiensis* bajo condiciones controladas de laboratorio se relacionan con la presencia de las fuerzas hidrodinámicas del oleaje.

El patrón de ocupación de tallas de conchas por *C. californiensis* en el intermareal refleja la selección de talla en *Stramonita* estimada bajo condiciones controladas, pero no en *Nerita*. En el caso de la concha *Stramonita*, los cangrejos ermitaños ocuparon conchas más holgadas (lo cual implica que en general son más grandes y de mayor peso) en la *zona expuesta* al oleaje que en la *zona protegida*, y prefirieron este mismo patrón de talla de conchas (conchas más pesadas, más largas, con mayor longitud de espira, con mayor área expuesta al flujo, y proyectan mayor área sobre el sustrato), en respuesta al oleaje en condiciones controladas de laboratorio. Es decir, el patrón de ocupación de conchas de *Stramonita* en el campo coincide con la selección de talla de conchas en respuesta al oleaje. En cuanto a las conchas de *Nerita*, los cangrejos ermitaños ocuparon conchas de talla similar en ambas zonas de influencia del oleaje. Sin embargo, en contraste con *Stramonita*, los

ermitaños prefirieron conchas relativamente más ajustadas (lo cual implica que en general son más ligeras, de menores dimensiones lineales y de área respecto a las conchas holgadas) en *presencia de oleaje* artificial. El hecho de que en el caso de *Nerita* el patrón de ocupación en el campo no refleje la selección de conchas podría atribuirse a sesgos en el muestreo de los cangrejos. La frecuencia de ermitaños ocupando conchas de *Nerita* en la *zona expuesta* del intermareal rocoso de playa Troncones es baja, como también es señalado por Arce y Alcaraz (2011). Así, el esfuerzo de captura de 14 cangrejos ermitaños ocupando *Nerita* en la zona expuesta fue mucho mayor que el realizado para colectar 30 ermitaños ocupando esta especie de concha en la *zona protegida* del oleaje. Es probable que los ermitaños que ocupan conchas de *Nerita* habiten la *zona expuesta* del intermareal solo de manera temporal. La ocupación de conchas de *Nerita* reportada en la literatura (Arce y Alcaraz, 2011) coincide con lo encontrado en este estudio, donde los ermitaños ocupan conchas de *Nerita* de talla similar en la *zona expuesta y protegida* del intermareal.

El patrón de ocupación de talla de conchas de *Stramonita* y *Nerita* en la *zona protegida y expuesta* al oleaje encontrado en este estudio coincide con el reportado anteriormente. De acuerdo con Arce y Alcaraz (2011), los cangrejos ocupan conchas de diferentes especies más holgadas, y por lo tanto relativamente más pesadas en zonas con alta influencia hidrodinámica (e.g. *S. biserialis*, *Cantharus sanguinolentus*, *Mancinella triangularis*). Así mismo, Herce (2012) encontró resultados similares en la misma especie de cangrejo ermitaño, donde los organismos habitantes de la zona protegida y expuesta al oleaje ocuparon conchas con diferente morfometría, siendo las conchas de la zona expuesta más pesadas que las de los cangrejos de la zona protegida. La influencia del oleaje en la ocupación y preferencia de conchas de gasterópodos ha sido estudiada en otras especies de cangrejos ermitaños. Hahn (1998) reportó el uso y preferencia de conchas pesadas en condiciones de alta influencia del oleaje en el cangrejo ermitaño *Calcinus seurati*, sugiriendo que las conchas pesadas brindan ventajas a los cangrejos en sitios donde el riesgo de desprendimiento es alto. Por su parte, García y Mantelatto (2001) sugirieron que los cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus tibicen* presentaron una preferencia por conchas pesadas, posiblemente para protegerse de las condiciones del oleaje del ambiente en el que habitan. Briffa y Elwood (2005) demostraron, contrario al caso de la concha *Stramonita* de nuestro estudio, que los cangrejos ermitaños de la especie *Pagurus bernhardus* evitan conchas relativamente más pesadas (incrustadas por epibiontes) sobre las conchas más

ligeras (libres de epibiontes). Las disimilitudes observadas entre los patrones de preferencia de *P. bernhardus* y de *C. californiensis*, podrían explicarse a través del papel que desempeñan las fuerzas hidrodinámicas como presión selectiva sobre los cangrejos ermitaños, ya que el sitio donde se realizó el estudio en *P. bernhardus* es una zona litoral en donde el oleaje tiene menor intensidad que el oleaje de la zona intermareal de playa Troncones.

El flujo hidrodinámico tiene un impacto importante en la biología de los organismos (Harger, 1970; Koehl 1984, Denny et al., 1985; Denny, 1985; Denny, 1994; Blanchette, 1997), sin embargo la respuesta conductual de los animales en respuesta al flujo hidrodinámico ha sido poco estudiada (Gaylord, 2000). Algunos ejemplos de animales acuáticos que responden conductualmente a la velocidad de corriente son los peces (Liao, 2007), los gasterópodos (Trusell, 1997; Denny y Blanchette, 2000), las anémonas (Koehl, 1977), los erizos (Kawamata, 1998) y los cangrejos (Lau y Martínez, 2003). En este trabajo, la ocupación y selección de tallas de concha de *Stramonita* y *Nerita* coincidió con la minimización de los costos energéticos de habitar en ambas zonas del intermareal. La ocupación y selección de conchas de *Stramonita* holgadas y por lo tanto, más pesadas en condiciones de oleaje se asoció a costos energéticos relativamente bajos respecto al uso de conchas ajustadas y más ligeras en presencia de olas. Así mismo, en el patrón observado para *Nerita*, que fue contrario al observado en *Stramonita*, la ocupación y selección de conchas ajustadas (más ligeras) en condiciones de oleaje se asoció a la reducción de costos energéticos respecto a usar conchas holgadas (más pesadas).

Los datos experimentales indican que la ocupación de conchas relativamente pesadas en condiciones de oleaje (*zona expuesta*) puede reducir 55% los costos metabólicos respecto a usar conchas relativamente ligeras de *Stramonita*. Mientras que en el caso de la concha *Nerita*, el uso de conchas ligeras en condiciones de oleaje respecto a más pesadas puede disminuir los costos metabólicos hasta en 19%. Esto podría explicar porque la ocupación de conchas de *Nerita* de diferentes tallas en la zona protegida y expuesta al oleaje no es tan evidente como el uso de conchas de *Stramonita*. La obtención de una concha de tamaño y peso adecuado por un cangrejo ermitaño que le permita obtener beneficios en las condiciones hidrodinámicas de su ambiente es importante, más aún si dicha concha permite que los organismos se mantengan unidos al sustrato (Elwood y Neil, 1992).

En contraste con lo observado en este estudio, los ermitaños terrestres parecen seleccionar conchas pequeñas y poco pesadas (Elwood y Neil, 1992), o bien remodeladas para evitar costos energéticos adicionales de cargar un peso extra (Osorno et al., 1998). Adicionalmente se ha demostrado que cargar una concha pesada reduce las tasas de crecimiento (Osorno et al., 1998) y disminuye la tasa de reproducción en ermitaños terrestres (Sallam, 2012), lo cual se interpreta como consecuencia de los altos costos energéticos asociados a la locomoción con una concha pesada (Herreid y Full, 1986). Al parecer contrario a lo que sucede en los ermitaños terrestres, los cangrejos acuáticos disminuyen los costos energéticos en condiciones de oleaje utilizando conchas más pesadas. Otros estudios han ahondado en el costo energético asociado al uso de diferentes tipos de conchas en cangrejos ermitaños. Briffa y Elwood (2005) demostraron que los cangrejos ermitaños de la especie *Pagurus bernhardus* que ocuparon conchas incrustadas por epibiontes (relativamente más pesadas) pagaron altos costos energéticos, siendo evidentes en los elevados niveles de lactato en hemolinfa, en comparación con aquellos cangrejos que ocuparon conchas no incrustadas por epibiontes (relativamente más ligeras).

Las diferencias en los costos energéticos asociados a la ocupación de conchas de gasterópodos de *Stramonita* y *Nerita* podrían explicarse a través de las diferencias que existen en su relación entre el área expuesta al flujo, el área proyectada de la superficie sobre el sustrato y el peso de las dos especies de concha. Mientras que las conchas de *Stramonita* tanto *ajustadas* como *holgadas* en relación a la talla del cangrejo fueron más pesadas que las conchas de *Nerita*, éstas últimas tuvieron una mayor área expuesta al flujo y una mayor área de la superficie proyectada sobre el sustrato en las conchas *ajustadas* y *holgadas*. Es decir, para una misma talla de cangrejo, una concha de *Nerita* siempre fue más ligera que una concha de *Stramonita*, pero para la misma talla de cangrejo la concha *Nerita* tuvo mayor área expuesta al flujo y mayor área proyectada sobre el sustrato que la concha de *Stramonita*. Los factores peso, área expuesta al flujo, y área proyectada sobre el sustrato de las conchas tienen un papel muy importante en el impacto de las fuerzas hidrodinámicas sobre cualquier cuerpo sumergido, como la fuerza de arrastre y la fuerza de sustentación. Los efectos de la fuerza de arrastre se relacionan de manera positiva con el área expuesta al flujo de los organismos, mientras que los efectos de la fuerza de sustentación se relacionan de manera positiva con el área proyectada de la superficie de la concha sobre el sustrato y de manera inversa al peso de los organismos (Denny y Gaines, 2007). Dado que se requiere

más fuerza para mover a los organismos más pesados, una concha más pesada con menor área expuesta al flujo y con menor área proyectada sobre el sustrato debe de reducir la energía que el organismo requiere invertir para evitar ser desprendido del sustrato. En contraste, un ermitaño ocupando una concha más ligera con mayor área expuesta al flujo y con mayor área proyectada sobre el sustrato es más vulnerable a las fuerzas hidrodinámicas por lo que requiere invertir más energía para evitar ser desprendido del sustrato. En este sentido, la selección y el uso de conchas de *Stramonita* más pesadas en condiciones de oleaje favorecen el uso de la energía por *C. californiensis* al disminuir la energía requerida para mantenerse fijos al sustrato. Mientras que en el caso de los ermitaños que ocupan *Nerita*, el uso de conchas más ajustadas de menor área expuesta al flujo y menor área proyectada sobre el sustrato favorece el balance de energía al disminuir los costos de sujeción al sustrato. La minimización de los costos energéticos podría tratarse de una respuesta adaptativa para favorecer la adecuación de los individuos. El uso, la adquisición y la distribución de energía es fundamental en la biología de los organismos acuáticos (Stewart et al., 1983; Sibly et al., 2012; Sibly et al., 2013).

Denny (1988) demostró en su estudio que las formas más efectivas para disminuir la fuerza de arrastre son los cuerpos “streamlined” o “hidrodinámicos”, descritos con un lado redondeado y el extremo contrario en forma de punta. De acuerdo con esta descripción, los cuerpos no hidrodinámicos poseen los dos extremos redondeados con forma “bluff” o forma de una esfera. Las dos especies de conchas utilizadas en este estudio representan los dos morfotipos, en donde *Stramonita* tiene una forma cónica y *Nerita* tiene una forma globosa. Los morfotipos de las dos especies de conchas se pudieron observar en las conchas seleccionadas en el experimento de selección y en las conchas ocupadas en el experimento de costos energéticos. Mientras que las conchas de *Stramonita* en relación a la talla del cangrejo fueron más alargadas (“hidrodinámicas”) y con mayor longitud de las espiras, las conchas de *Nerita* en relación a la talla del cangrejo fueron más esféricas y con menor longitud en sus espiras.

Casillas (2011) a través de un estudio de velocimetría de partículas demostró que el arrastre generado por conchas de *Stramonita* es mucho menor que las conchas globosas de *Nerita*. Por lo tanto, en zonas expuestas al oleaje en donde las fuerzas de arrastre representan una fuerte presión de selección, el uso de conchas cónicas y de mayor peso

como *Stramonita* puede considerarse adaptativo en el sentido de que reducen el efecto de las fuerzas hidrodinámicas, minimizan el gasto de energía y el riesgo de ser desprendidos del sustrato. Así mismo, el uso de conchas globosas y ligeras como *Nerita* en la zona protegida al oleaje puede explicarse como una respuesta adaptativa para disminuir los costos de sujeción al sustrato y el riesgo de desprendimiento por efecto de las fuerzas hidrodinámicas presentes en esta zona, aunque de menor intensidad que en la zona expuesta al oleaje. Finalmente el uso de conchas globosas y ligeras de *Nerita* sesgada a la zona protegida del oleaje, donde el riesgo de desprendimiento es menor, podrían estar reduciendo el gasto energético de locomoción. Los estudios que abordan el uso y la preferencia de los recursos como respuestas adaptativas son pocos (Chase et al., 1988; Underwood et al., 2004; Litsios et al., 2012). Los resultados de nuestro estudio muestran que el patrón de ocupación de las diferentes tallas de las especies de conchas de gasterópodos en las diferentes zonas del intermareal y el patrón en la selección por la talla de las conchas pueden explicarse por las diferencias en el costo energético de la ocupación.

## 10. CONCLUSIONES

- Los cangrejos ermitaños en *Stramonita* tienden a ocupar conchas más holgadas y pesadas en zonas expuestas al oleaje que en zonas protegidas.
- El patrón de ocupación en *Nerita* no presenta diferencias: los ermitaños tienden a ocupar conchas de la misma talla en zonas protegidas al oleaje que en zonas expuestas.
- Los cangrejos ermitaños seleccionaron conchas de *Stramonita* más holgadas y pesadas en condiciones de oleaje simulado que en condiciones de agua estática.
- Los ermitaños seleccionaron conchas de *Nerita* más holgadas y pesadas en condiciones de agua estática que en condiciones de oleaje.
- Los patrones de ocupación de tallas de conchas en las diferentes zonas del intermareal y la selección por la talla de las conchas puede explicarse a través de la minimización de los costos energéticos del oleaje.
- La selección de conchas es una respuesta adaptativa que determina la ocupación de conchas que minimizan los costos de vida.
- Hasta donde sabemos, es la primera vez que se demuestran las ventajas adaptativas energéticas asociadas a la ocupación de diferentes especies y tallas de conchas en términos de vivir en un sistema hidrodinámicamente activo.



## 11. REFERENCIAS

- Alcaraz, G., & Kruesi, K. (2009). The role of previous shell occupancy in the wild on laboratory shell choice by the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 42(1), 55-62.
- Arce, E. & Alcaraz, G. (2011). Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, 75(1), 121-128.
- Arce, E., & Alcaraz, G. (2012). Shell preference in a hermit crab: comparison between a matrix of paired comparisons and a multiple-alternative experiment. *Marine biology*, 159(4), 853-862.
- Arce, E., & Alcaraz, G. (2013). Plasticity of shell preference and its antipredatory advantages in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 91(5), 321-327.
- Argüelles, A., Álvarez, F., & 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.
- Bell, E. C., & 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. (1981). The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40(2), 197-205.
- Biagi, R., Meireles, A. L., Scelzo, M. A., & Mantelatto, F. L. (2006). Comparative study of shell choice by the southern endemic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* from Brazil and Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79(4), 481-487.
- Blanchette, C. A. (1997). Size and Survival of Intertidal Plants in Response to Wave Action: A Case Study with *Fucus Gardneri*. *Ecology*, 78(5), 1563-1578.
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2005). Metabolic consequences of shell choice in *Pagurus bernhardus*: do hermit crabs prefer cryptic or portable shells? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(1), 143-148.
- Carranza, A., Gutiérrez, M. & Rodríguez, R. (1975). Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología UNAM, México*, 2(1), 81-88.
- Casillas, B. (2011). Distribución de *Calcinus californiensis* en el intermareal: hidrodinámica y comportamiento. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 69 pp.
- Cech, J. & Brauner, C. (2011). Techniques in respiratory physiology. En: Farrell, A. (ed.). *Encyclopedia of Fish Physiology from Genome to Environment*. San Diego: Academic Press. Vol 2. 846-853 pp.

- Chase, I. D., Weissburg, M., & Dewitt, T. H. (1988). The vacancy chain process: a new mechanism of resource distribution in animals with application to hermit crabs. *Animal Behaviour*, 36(5), 1265-1274.
- Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41(4), 351-389.
- Denny, M. W. (1985). Wave forces on intertidal organisms: a case study. *Limnology and Oceanography*, 30(6), 1171-1187.
- Denny, M. W. (1988). A limpet shell shape that reduces drag: laboratory demonstration of a hydrodynamic mechanism and an exploration of its effectiveness in nature. *Canadian journal of zoology*, 67(9), 2098-2106.
- Denny, M. W. (1994). Extreme drag forces and the survival of wind and water swept organisms. *Journal Experimental Biology*, 194(1), 97-115.
- Denny, M. W. (2006). Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology*, 40(4), 439-461.
- Denny, M. W., & Blanchette, C. A. (2000). Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. *Journal of Experimental Biology*, 203(17), 2623-2639.
- Denny, M. W., & Gaines, S. D. (1990). On the prediction of maximal intertidal wave forces. *Limnology and Oceanography*, 35(1), 1-15.
- Denny, M. W., & Gaines, S. D. (2007). *Encyclopedia of tidepools and rocky shores*: Univ of California Press, 705 pp.
- Denny, M. W., Daniel, T. L., & Koehl, M. (1985). Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs*, 69-102.
- Elwood, R. W., & Neil, S. J. (1992). Assessments and decisions. *A study of information gathering by hermit crabs*. Chapman & Hall, London, 1-92 pp.
- Floeter, S., Nalesso, R., Rodrigues, M., & Turra, A. (2000). Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 80(06), 1053-1059.
- Fotheringham, N. (1976). Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 570-578.
- Fotheringham, N. (1980). Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. *Marine Biology*, 55(4), 287-293.
- García, E. (1981). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, UNAM, México D.F., 246 pp.

- García, S., Flores, R., Flores, P., & 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.
- Garcia, R. B., & Mantelatto, F. L. M. (2001). Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265(1), 1-14.
- Gaylord, B. (2000). Biological implications of surf-zone flow complexity. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 174-188.
- Gherardi, F. (1990). Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143(3), 221-238.
- Gilliam, J. F., & Fraser, D. F. (1987). Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology*, 68(6), 1856-1862.
- Hacker, S. D., & Steneck, R. S. (1990). Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology*, 2269-2285.
- 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), 35-51.
- Harger, J. R. (1970). The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger*, 12(4), 401-414.
- Hazlett, B. A. (1981). The Behavioral Ecology of Hermit Crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 1-22.
- Hazlett, B. A. (1992). The effect of past experience on the size of shells selected by hermit crabs. *Animal Behaviour*, 44, 203-205.
- Herce, F. (2012). El polimorfismo en gasterópodos y su papel en la ocupación diferencial de conchas en cangrejos ermitaños. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 48 pp.
- Herreid, C. F., & Full, R. J. (1986). Energetics of Hermit Crabs during Locomotion: The Cost of Carrying a Shell. *Journal of Experimental Biology*, 120(1), 297-308.
- Hill, T. & Lewicki, P. (2006). *Statistics: methods and applications: a comprehensive reference for science, industry and data mining*. Estados Unidos de America: StatSoft, 828 pp.
- Hynes, H. B. N., & Hynes, H. B. N. (1970). *The ecology of running waters* (Vol. 555). Liverpool: Liverpool University Press, 442 pp.
- Kawamata, S. (1998). Effect of wave-induced oscillatory flow on grazing by a subtidal sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224(1), 31-48.

- Koehl, M. A. R. (1977). Effects of sea anemones on the flow forces they encounter. *Journal of Experimental Biology*, 69(1), 87-105.
- Koehl, M. A. R. (1984). How Do Benthic Organisms Withstand Moving Water? *American Zoologist*, 24(1), 57-70.
- Lalli, C., & Parsons, T. R. (1997). *Biological Oceanography: An Introduction*. University of British Columbia: The Open University, 314 pp.
- Lau, W. W. Y., & Martinez, M. 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.
- Liao, J. C. (2007). A review of fish swimming mechanics and behavior in altered flows. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 362(1487), 1973-1993.
- Liszka, D., & Underwood, A. (1990). An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit-crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 137(1), 47-62.
- Litsios, G., Sims, C. A., Wüest, R. O., Pearman, P. B., Zimmermann, N. E., & Salamin, N. (2012). Mutualism with sea anemones triggered the adaptive radiation of clownfishes. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 1-15.
- Mantelatto, F. L., & Domiciano, L. (2002). Pattern of shell utilization by the hermit crab *Paguristes tortugae* (Diogenidae) from Anchieta Island, southern Brazil. *Scientia Marina*, 66(3), 265-272.
- Mantelatto, F. L., Biagi, R., & Scelzo, A. L. M.-M. A. (2007). Shell preference of the hermit crab *Pagurus exilis* (Anomura: Paguridae) from Brazil and Argentina: a comparative study. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 55.
- Mantelatto, F., Scelzo, M., & Tudge, C. (2009). Morphological and morphometric appraisal of the spermatophore of the southern hermit crab *Isocheles sawayai* (Anomura: Diogenidae), with comments on gonopores in both sexes. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 248(1), 1-8.
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive?. *Ecology*, 79(2), 656-670.
- Meadows, P. & Campbell, J. (1972). Habitat selection by aquatic invertebrates. *Advances in marine biology*, 10, 271-382.
- Meireles, A. d. L., & Mantelatto, F. (2005). Shell use by the *Pagurus brevidactylus* (Anomura, Paguridae): a comparison between laboratory and field conditions. *Dong wu xue bao.[Acta zoologica Sinica]*, 51(5), 813-820.

- Osorno, J. L., Fernández Casillas, L., & 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(1), 163-173.
- Palstra, P.A. & Planas, J.V. (2013). *Swimming physiology of fish: Towards Using Exercise to Farm a Fit Fish in Sustainable Aquaculture*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 429
- Pärt, T., & Doligez, B. (2003). Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1526), 1809-1813.
- Reese, E. S. (1969). Behavioral Adaptations of Intertidal Hermit Grabs. *American Zoologist*, 9(2), 343-355.
- Ricketts, E. F. C., Ricketts, J. E. F., & Calvin, J. (1968). *Between and pacific tides*. Stanford University Press, 614 pp.
- Rochette, R., Doyle, S. P., & Edgell, T. C. (2007). Interaction between an invasive decapod and a native gastropod: predator foraging tactics and prey architectural defenses. *Marine Ecology Progress Series*, 330, 179-188.
- Rotjan, R. D., Blum, J., & Lewis, S. M. (2004). Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: does predation threat influence shell selection behavior? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2), 171-176.
- Sallam, W. S. (2012). Egg production and shell relationship of the land hermit crab *Coenobita scaevola* (Anomura: Coenobitidae) from Wadi El-Gemal, Red Sea, Egypt. *The Journal of Basic & Applied Zoology*, 65(2), 133-138.
- Sato, M., & Jensen, G. C. (2005). Shell selection by the hermit crab, *Pagurus hartae* (McLaughlin & Jensen, 1996)(Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 78(6), 755-760.
- 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(2), 139-152.
- Scully, E. P. (1983). The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 71(3), 221-236.
- Shanks, A. L., & Wright, W. G. (1986). Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms. *Oecologia*, 69(3), 420-428.
- Sibly, R. M., Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (2012). *Metabolic Ecology: A Scaling Approach*. Wiley, 375 pp.
- Sibly, R. M., Grimm, V., Martin, B. T., Johnston, A. S. A., Kułakowska, K., Topping, C. J., & Murrell, D. (2013). Representing the acquisition and use of energy by individuals in agent-based models of animal populations. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 151-161.

- Snyder, M. J., & Rossi, S. (2004). Stress protein (HSP70 family) expression in intertidal benthic organisms: the example of *Anthopleura elegantissima* (Cnidaria: Anthozoa). *Scientia Marina*, 68(S1), 155-162.
- Stewart, D. J., Weininger, D., Rottiers, D. V., & Edsall, T. A. (1983). An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(6), 681-698.
- Trussell, G. C. (1997). Phenotypic Plasticity in the Foot Size of an Intertidal Snail. *Ecology*, 78(4), 1033-1048.
- Turra, A., & Leite, F. P. (2003). The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 155-163.
- Underwood, A. J., Chapman, M. G., & Crowe, T. P. (2004). Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300(1-2), 161-187.
- Vance, R. R. (1972). The Role of Shell Adequacy in Behavioral Interactions Involving Hermit Crabs. *Ecology*, 53(6), 1075-1083.
- Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids: the physical biology of flow*. Princeton University Press, 451 pp.

## ANEXO A. REGRESIONES LINEALES DE LA OCUPACIÓN DE CONCHAS

El peso del cangrejo y el peso de la concha ocupada se relacionaron mediante modelos de regresión lineal simples a través de la ecuación  $y = \beta_0 + \beta_1 x + \varepsilon$ , donde “y” es el peso de la concha ocupada (g) y “x” es el peso del cangrejo (g). Se estimó una ecuación diferente para cada especie de concha (*Stramonita* y *Nerita*) en las dos zonas del intermareal muestreadas (*zona protegida* y *zona expuesta*). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa STATISTICA 7.0.

El peso de los cangrejos ermitaños de *C. californiensis* se relacionó de manera lineal con el peso de las conchas ocupadas en cangrejos recolectados en las dos especies de concha en la *zona protegida* y *zona expuesta* al oleaje. La relación entre el peso del cangrejo (x) y el peso de la concha (y) de *Stramonita* en las zonas *protegida* y *expuesta* al oleaje se describe a partir de las ecuaciones:

$$y = 3.39x + 0.09 \text{ (zona protegida, } R^2 = 0.81; F_{(1,43)} = 178.46, p < 0.001)$$

$$y = 4.45x + 0.22 \text{ (zona expuesta, } R^2 = 0.70; F_{(1,34)} = 81.13, p < 0.001).$$

La relación entre el peso del cangrejo (x) y el peso de la concha (y) de *Nerita* se describe a partir de las ecuaciones:

$$y = 1.94x + 0.14 \text{ (zona protegida, } R^2 = 0.81; F_{(1,43)} = 122.44, p < 0.001)$$

$$y = 1.89x + 0.17 \text{ (zona expuesta, } R^2 = 0.81; F_{(1,12)} = 50.30, p < 0.001).$$

## ANEXO B. REGRESIONES LINEALES DE LA SELECCIÓN DE CONCHAS

El peso del cangrejo se relacionó utilizando modelos de regresión lineal simples con diferentes variables de las conchas seleccionadas: el peso de la concha, la longitud de la espira, el área expuesta al flujo de la concha, el área proyectada de la concha sobre el sustrato y la longitud de la concha. Las regresiones nos permitieron establecer las ecuaciones lineales de la forma  $y = \beta_0 + \beta_1 x + \varepsilon$ , donde “y” es el peso de la concha ocupada (g) y “x” es el peso del cangrejo (g). El análisis se realizó por separado para las dos especies de conchas seleccionadas (*Stramonita* y *Nerita*) en sus respectivos tratamientos (*sin oleaje* y *con oleaje*).

El peso de los cangrejos ermitaños de *C. californiensis* se relacionó linealmente con el peso, la longitud de la espira, el área expuesta al flujo, el área proyectada sobre el sustrato, y la longitud de las conchas seleccionadas, para los individuos que seleccionaron conchas de las especies *Stramonita* y *Nerita* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje*. Las relaciones entre el peso del cangrejo (x) y las variables analizadas en las conchas (y) *Stramonita* y *Nerita* se describen a partir de las ecuaciones de la Tabla 9.



**Tabla 9.** Relaciones lineales entre el peso del cangrejo (x) y cada una de las variables (y) analizadas en las conchas seleccionadas de *Stramonita* y *Nerita* por *C. californiensis* en los tratamientos *sin oleaje* y *con oleaje*.

Variable	Especie de concha	Ecuaciones de la regresión	
		<i>Sin oleaje</i>	<i>Con oleaje</i>
Peso de la concha	<i>Stramonita</i>	$y = 3.66x + 0.56$ $R^2 = 0.95; F_{(1,40)} = 701.26, p < 0.001$	$y = 4.98x + 0.86$ $R^2 = 0.93; F_{(1,40)} = 646.43, p < 0.001$
	<i>Nerita</i>	$y = 2.52x + 0.65$ $R^2 = 0.84; F_{(1,16)} = 86.14, p < 0.001$	$y = 2.46x + 0.28$ $R^2 = 0.89; F_{(1,16)} = 124.55, p < 0.001$
Longitud de la espira	<i>Stramonita</i>	$y = 5.41x + 7.28$ $R^2 = 0.40; F_{(1,34)} = 45.04, p < 0.001$	$y = 8.49x + 7.50$ $R^2 = 0.53; F_{(1,34)} = 27.53, p < 0.05$
	<i>Nerita</i>	$y = 4.92x + 5.56$ $R^2 = 0.46; F_{(1,16)} = 12.58, p < 0.01$	$y = 5.23x + 5.68$ $R^2 = 0.60; F_{(1,16)} = 23.58, p < 0.01$
Área de la concha expuesta al flujo	<i>Stramonita</i>	$y = 182.56x + 75.53$ $R^2 = 0.69; F_{(1,33)} = 74.58, p < 0.001$	$y = 223.29x + 87.32$ $R^2 = 0.64; F_{(1,33)} = 58.25, p < 0.001$
	<i>Nerita</i>	$y = 140.49x + 104.02$ $R^2 = 0.81; F_{(1,16)} = 60.12, p < 0.001$	$y = 148.33x + 88.12$ $R^2 = 0.78; F_{(1,16)} = 52.63, p < 0.001$
Área de la concha proyectada sobre el sustrato	<i>Stramonita</i>	$y = 267.35x + 96.04$ $R^2 = 0.80; F_{(1,40)} = 434.83, p < 0.001$	$y = 321.97x + 122.69$ $R^2 = 0.78; F_{(1,40)} = 431.46, p < 0.001$
	<i>Nerita</i>	$y = 183.28x + 161.44$ $R^2 = 0.84; F_{(1,16)} = 81.77, p < 0.001$	$y = 197.92x + 124.51$ $R^2 = 0.89; F_{(1,16)} = 123.70, p < 0.001$
Longitud de la concha	<i>Stramonita</i>	$y = 12.51x + 18.14$ $R^2 = 0.54; F_{(1,40)} = 47.09, p < 0.001$	$y = 13.83x + 18.29$ $R^2 = 0.64; F_{(1,40)} = 71.52, p < 0.001$
	<i>Nerita</i>	$y = 7.36x + 10.94$ $R^2 = 0.80; F_{(1,16)} = 81.15, p < 0.001$	$y = 8.99x + 10.06$ $R^2 = 0.88; F_{(1,16)} = 108.01, p < 0.001$