



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DISTRIBUCIÓN DE *CALCINUS CALIFORNIENSIS* EN EL
INTERMAREAL: HIDRODINÁMICA Y COMPORTAMIENTO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

BARBARA ELISA CASILLAS PÉREZ



DIRECTORES DE TESIS

Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

Dr. Roberto Zenit Camacho

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Casillas

Pérez

Barbara Elisa

58082396

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303584579

2. Datos del tutor

Dra

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

3. Datos del sinodal 1 (cotutor)

Dr.

José Roberto

Zenit

Camacho

4. Datos del sinodal 2.

Dr.

Fernando

Álvarez

Noguera

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Catalina Elizabeth

Stern

Forgach

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Gerardo

Rivas

Lechuga

7. Datos del trabajo escrito

Distribución de *Calcinus californiensis* en el intermareal: hidrodinámica y comportamiento.

2011

*maggie and millie and molly and may
went down to the beach (to play one day)*

*and maggie discovered a shell that sang
so sweetly she couldn't remember her troubles, and*

*millie befriended a stranded star
whose rays five languid fingers were;*

*and molly was chased by a horrible thing
which raced sideways while blowing bubbles: and*

*may came home with a smooth round stone
as small as a world and as large as alone.*

*For whatever we lose (like a you or a me)
it's always ourselves we find in the sea.*

e. e. cummings

A Carlos, siempre nos encontraremos entre las olas...

A mi familia y amigos, siempre los encontraré en mí.

AGRADECIMIENTOS

Aunque solo esté escrito mi nombre en la portada de este documento, estoy en deuda con un gran número de personas por sus aportaciones científicas, técnicas, filosóficas, y no académicas a lo largo de estos años. El más breve desglose de mi gratitud:

A Guille Alcaraz, mi tutora, quien mantuvo siempre las puertas abiertas. Sus aportaciones trascienden el presente trabajo y el presente momento.

Quizá una de sus mejores habilidades fue atraer a gente maravillosa a su laboratorio. Tuve la fortuna de coincidir con equipo excepcional Elsay Arce, Daniela Silicio, Carlos Chávez, Cynthia Flores, Leslie Cid, Xarini López-Portella, Fer Herce y Gastón Jofre. Cada uno es clave en este proyecto, desde el inicio hasta el fin, y en todos los aspectos de este trabajo.

A Karla Kruesi, por sus revisiones, sugerencias y consejos, académicos, prácticos y personales.

A Roberto Zenit, mi tutor, quién adoptó en su equipo a una ingenua bióloga, en quién depositó su confianza y lanzó a una fosa de tiburones repetidas veces. Gracias, quien diría que fue la razón por la que ahora puedo cruzar el Atlántico.

A René Ledesma, mi co-autor, sin cuya asesoría paciente y plagada de buen humor esta tesis jamás hubiera existido

A todo el equipo de reología, en particular a Diego Samano por su ayuda imprescindible para llevar a cabo las pruebas preliminares, a Ernesto Mancilla por su ayuda durante las mediciones en el túnel de viento y al Dr. Enrique Guzmán por sus útiles sugerencias.

También estoy en deuda con los miembros de mi comité que revisaron esta tesis en tiempo récord, aportando valiosas observaciones y correcciones al trabajo: Dra. Catalina Stern, Dr. Gerardo Rivas, Dr. Fernando Álvarez. Mi deuda crece al considerar el gran apoyo que significaron, aún antes de ser mi comité. Agradezco con cariño sus asesorías, sus críticas, sus porras, sus consejos, y su gran disposición a lo largo de mi paso por la Facultad de Ciencias.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que reúne a los mejores profesores, colegas y amigos que uno puede tener.

Esta tesis contó con el apoyo financiero de PAPIIME (PE104907) y PAPIIT (IN207209).

La habilidad de los organismos para sobrevivir y reproducirse en lugares aparentemente inhóspitos cautiva a quién contemple la naturaleza. El litoral rocoso es uno de los ambientes más hostiles en la tierra. Las olas rompientes barren la costa con el potencial de dañar o desprender a los organismos y las fluctuaciones de la marea los enfrentan con cambios drásticos en la temperatura y con la posibilidad de desecación. A pesar de los embates físicos y atentados fisiológicos sobre sus habitantes, el litoral alberga una gran diversidad de organismos y, por lo mismo, es uno de los campos favoritos para estudiar las conformaciones de la vida.

Los cangrejos ermitaños son miembros importantes de las comunidades litorales. Su rasgo más característico es su abdomen suave, que les permite y, a la vez, dicta que se retraigan en conchas vacías de gasterópodo para protegerse del estrés ambiental. La concha que ocupan influye en su probabilidad de supervivencia, tasa de crecimiento, consumo de energía y éxito reproductivo. La ocupación, como es de esperarse, no es aleatoria, sino que está basada en rasgos correlacionados con la protección ofrecida por la concha o con la facilidad con la que puede ser cargada. Existen dos aspectos que han sido poco explorados: el estrés de flujo que sobrelleva un ermitaño y su vínculo con la arquitectura de la concha que utiliza.

La playa rocosa de Troncones, Guerrero, presenta dos regiones distinguibles por su dinámica de flujo: una expuesta al oleaje y otra protegida del flujo. El ermitaño Calcinus californiensis vive en ambas zonas y se le encuentra ocupando distintas conchas en cada una. En particular ocupa dos conchas de morfología contrastante: Mancinella speciosa, una concha cónica, en el sitio expuesto y Nerita scabricosta, globosa, en la pozas protegidas. Investigamos las propiedades hidrodinámicas de estas conchas con experimentos de visualización de fluidos y un análisis de velocimetría por imágenes de partículas (PIV), a partir de lo cual inferimos coeficientes de arrastre para diferentes condiciones de flujo. De forma paralela, realizamos mediciones de la posición en la que se observa al cangrejo con distintas conchas bajo diferentes condiciones de flujo en el campo. La variación de la morfología de las conchas resultó ser consecuente para disminuir las fuerzas mecánicas que experimentan los organismos dentro de ellas. El ermitaño ocupa la concha que tiene un menor coeficiente de arrastre en cada zona. Además, éste se posiciona respecto al flujo disminuyendo el arrastre al mínimo.

La observación del ermitaño in situ crea una imagen más completa de su comportamiento frente al estrés de flujo. Y el método experimental, implementado para medir las fuerzas que actúan sobre diferentes conchas, pone formalmente a prueba un número de hipótesis acerca de la hidrodinámica de las conchas y su papel ecológico. El trabajo realizado durante esta tesis ha servido para reforzar mi propio asombro por la variedad de estrategias que triunfan en un ambiente hostil.

CONTENIDO

1. INTRODUCCION.....	1
1.1 CANGREJOS ERMITAÑOS.....	1
1.2 SELECCIÓN DE LAS CONCHAS.....	2
1.3 ESTRÉS HIDRODINÁMICO.....	4
2. ANTECEDENTES.....	7
3. HIPOTESIS.....	8
4. OBJETIVOS.....	8
4.1 OBJETIVO GENERAL.....	8
4.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	8
5. PREELIMINARES.....	8
5.1 DESCRIPCIÓN DEL ORGANISMO DE ESTUDIO.....	9
5.2 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	10
6. DESARROLLO EXPERIMENTAL.....	10
6.1 REGISTRO DE LA ORIENTACIÓN EN EL GRADIENTE DE VELOCIDAD.....	11
6.1.1 Estadística.....	12
6.2 VISUALIZACIÓN PIV.....	13
6.2.1 Fuerzas Hidrodinámicas.....	13
6.2.2 Análisis Dimensional, Número de Reynolds y Semejanza Dinámica.....	15
6.3 ARREGLO EXPERIMENTAL.....	17
6.3.1 Túnel de viento.....	17
6.3.2 Plataforma y disco giratorio.....	19
6.3.3 Sistema PIV.....	20
I. Adquisición de Imágenes	20
II. Procesamiento: correlación y validación.....	23
III. Post-procesamiento y presentación de datos	24
7. RESULTADOS.....	29
7.1. CARACTERIZACIÓN DE LOS CANALES	29
7.2 DISTRIBUCIÓN EN UN GRADIENTE DE VELOCIDAD.....	30
7.3 ORIENTACIÓN EN UN GRADIENTE DE VELOCIDAD.....	30
7.4 ANÁLISIS DE VELOCIMETRIA DE IMÁGENES DE PARTÍCULAS.....	36
7.4.1 Magnitud de los vectores de velocidad.....	37
7.4.2 Campos típicos de presión.....	43
7.4.3 Coeficiente de Arrastre en función del Número de Reynolds	45
7.4.4 Intensidad de la Turbulencia.....	49
8. DISCUSIÓN.....	52
8.1 DISTRIBUCIÓN.....	52
8.2 ORIENTACIÓN.....	54
8.3 EXPERIMENTOS EN EL TÚNEL DE VIENT.....	55
8.4 CONSIDERACIONES FINALES.....	59
8.4 CONSIDERACIONES FINALES.....	59
8.5 PERSPECTIVAS.....	61
9. REFERENCIAS.....	63

1. INTRODUCCION

1.1 CANGREJOS ERMITAÑOS

Los cangrejos ermitaños son crustáceos decápodos del infraorden Anomura, nombre que persiste de una antigua clasificación de los decápodos que distinguía entre aquéllos con abdomen largo (Macrura), corto (Brachyura) o diferente (Anomura). En efecto, los cangrejos ermitaños tienen un abdomen peculiar; el exoesqueleto que lo recubre no está calcificado. Los cangrejos retraen su vulnerable cuerpo en diversas estructuras huecas, utilizándolas como refugio. Aunque se han reportado muchos refugios, por ejemplo esponjas, conchas de bivalvo, tubos de poliqueto o vermético, cavidades de coral y hasta las estructuras calcáreas formadas por los briozoarios, los ermitaños habitan principalmente conchas vacías de gasterópodo que les ofrecen, al mismo tiempo, movilidad y protección (Gherardi, 1996).

Como cualquier decápodo, los cangrejos poseen cinco pares de pereiópodos. El primer par es quelado y los apéndices que lo constituyen pueden ser asimétricos o similares en forma y tamaño. El segundo y tercer par son ambulacrales y simples. Los apéndices que corresponden al cuarto y quinto par, llamados pleópodos o apéndices abdominales, son reducidos y están presentes en un sólo lado del abdomen; con éstos sostienen fuertemente la concha. El abdomen está curvado en espiral dextrógira lo que le permite ajustarse a la espiral de la concha de gasterópodo vacía (Briffa y Williams, 2008).

Hay cuatro familias de cangrejos ermitaños agrupadas en la superfamilia Paguroidea. La asimetría entre el tamaño de las quelas distingue a la familia Paguridae Latreille, 1802 ('diestros' *i.e* con la quela derecha más grande que la izquierda) de Diogenidae Ortmann, 1982 ('zurdos'). Las otras dos familias de ermitaños se clasifican mediante criterios ecológicos: Coenobitidae Dana, 1857 es una familia de hábitat terrestre y Parapaguridae Smith, 1882 de mar profundo (Hendrickx, 1993).

Algunos autores incluyen a la familia Pylochelidae Bate, 1888, en esta superfamilia. Los miembros de esta familia de cuerpo simétrico y un abdomen completamente segmentado, habitan en grietas formadas por rocas y detritos de madera y en tubos vacíos de caña. Otros autores argumentan la inclusión de la familia de "cangrejos rey" Lithodidae (Samouelle, 1819) en Paguroidea. No queda resuelto el sentido de la historia que cuenta 'del ermitaño que se convirtió en rey o viceversa' (Lemaitre

y McLaughlin, 2009). Tanto la inclusión de las seis familias, así como las relaciones filogenéticas entre ellas siguen siendo un tema controversial. De cualquier forma, en este trabajo nos referiremos, en general, a aquellos cangrejos de abdomen suave que han establecido un vínculo estrecho con las conchas de gasterópodo y sobre los cuales se ha extendido mayoritariamente la literatura y, en particular, a un diogénido del Pacífico mexicano, *Calcinus californiensis*.

1.2 SELECCIÓN DE LAS CONCHAS

Conforme crecen, los ermitaños requieren conchas cada vez más grandes (Hazlett, 1981). No ocupan nuevas conchas al azar, más bien, se trata de un proceso complejo, una forma única de selección de microhábitat. Los cangrejos son capaces de distinguir entre diversas variables morfológicas de las conchas (Kinosita y Okajima, 1968).

Cuando las dimensiones de la concha y el ajuste (una relación entre las dimensiones de la concha y las del cangrejo) no son adecuadas, se ha observado un aumento en el riesgo de mortalidad (Reese, 1969; Bertness, 1981a; Bertness, 1982), menor crecimiento (Fotheringham, 1976b), fecundidad reducida (Childress, 1972; Bach *et al.*, 1976; Bertness, 1981b) y menor éxito de cópula (Hazlett, 1989; Hazlett y Baron, 1989). Estas propiedades también están implicadas en su respuesta ante el estrés osmótico y de desecación (Reese, 1969; Shumway, 1978; Young, 1978; Taylor, 1981) y en su metabolismo (Herreid y Full, 1986).

Hay distintos tipos de presiones en cada hábitat que pueden indicar qué factores serán importantes para los ermitaños que lo habitan. Por ejemplo, en un hábitat donde el alimento es un factor limitante y los depredadores son escasos, se espera que los cangrejos ocupen conchas cuyas propiedades minimicen su gasto energético e incrementen su movilidad: conchas ligeras y pequeñas. Este es el caso de *Pagurus spendescens* que vive en Alaska y utiliza conchas pequeñas que apenas cubren la punta de su abdomen (MacGintie, 1955). En el caso contrario, donde el alimento es abundante pero la depredación es alta, los cangrejos se ven beneficiados al ocupar aquéllas conchas que minimizan el riesgo de depredación. Las conchas de mayor peso en general son más resistentes a la fractura por parte de un depredador. Las conchas más grandes resultan ventajosas ante un depredador que opta por atacar a la concha más pequeña, como es el caso de *Cancer* sp. (Vance, 1972). Por otro lado, cuando la estrategia del depredador es la extracción sin rompimiento de la concha, aquéllas

conchas con un volumen interno grande en relación a su peso corporal y/o una apertura pequeña, ofrecen una ventaja mayor para los ermitaños que en ellas se esconden que aquellas menos espaciaosas. Los experimentos de preferencia en presencia de distintos depredadores muestran que *Calcinus californiensis* toma en cuenta estos criterios al seleccionar una concha (Arce, comunicación personal).

Muchas conchas habitadas por los cangrejos ermitaños son colonizadas por especies epibióticas y endolíticas, que se adhieren a la superficie o taladran la concha, respectivamente (Williams y McDermott, 2004). Las especies que taladran túneles a través de la concha debilitan su estructura. En contraste, algunos epibiontes refuerzan la estructura de la concha, engrosando las estructuras al depositar materiales calcáreos, cubriendo la áreas dañadas, impidiendo el desgaste o inhibiendo el establecimiento de especies que destruyen a la concha (Stachowitsch, 1980). Los epibiontes alargan o acortan la "vida útil" de la concha y la vuelven más o menos vulnerable a la depredación (Boycott, 1954; Jensen, 1970; Ross, 1971; McLean y Mariscal, 1973; Grant y Pontier, 1973). Los ermitaños toman en cuenta también la presencia y el tipo de epibiontes al seleccionar una concha (Jensen, 1975; Conover, 1979; Brookes y Mariscal, 1986).

En el campo, las conchas vacantes suelen ser escasas (Provenzano, 1960). Dado que no se ha reportado la obtención directa del recurso, excepto en condiciones de laboratorio (McLean, 1974), para obtener una concha, los ermitaños dependen de la mortalidad de una población de gasterópodo y acuden a los sitios de depredación (Rittschof, 1980) o pueden negociar o competir con otros ermitaños (heteroespecíficos o conoespecíficos) por ella (Hazlett, 1980).

Tanto las especies de gasterópodo, como la condición de sus poblaciones, juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones de cangrejos. El tamaño poblacional de los ermitaños está limitado, usualmente, por el suministro de conchas vacantes (Vance, 1972a; Kellog, 1976), ya que el crecimiento y la reproducción son afectados por el tamaño y condición de las conchas disponibles (Fotheringham, 1976a; Elwood y Neil, 1992).

Determinar los aspectos de la concha que cierto cangrejo ermitaño utiliza como criterio de selección es difícil, debido a que las principales características de la concha por lo general están relacionadas con más de una variable, ya sea morfológica o ecológica, intrínseca o extrínseca (Scully,

1983). En general, los criterios de los cangrejos para seleccionar una concha están correlacionados con la protección ofrecida por la concha o con la facilidad con la que puede ser cargada.

1.3 ESTRÉS HIDRODINÁMICO

El estrés físico provocado por el flujo de agua es un agente crítico en la estructura de muchas comunidades litorales (Sousa, 1985). Esta aseveración ha sido acompañada por una lista de estudios que examinan la ecología y el efecto de las fuerzas mecánicas impuestas por el oleaje sobre los organismos bénticos costeros (*e.g.*, Koehl, 1977; Denny *et al.*, 1985; Carrington, 1990; Dudgeon y Johnson, 1992; Gaylord *et al.*, 1994). Estas fuerzas mecánicas o hidrodinámicas, que actúan sobre los organismos bénticos del litoral pueden separarse en dos componentes: la fuerza de arrastre ('drag'), que es paralela a la dirección del flujo y actúa en el sentido opuesto y la fuerza de empuje ('lift') que es perpendicular.

Los efectos negativos de estas fuerzas sobre los organismos bénticos del litoral incluyen el rompimiento, el desalojo o desarraigo ('dislodgment' o 'uprooting') y la restricción del rango temporal o espacial de sus actividades (Branch y Marsh, 1978; Denny, 1994; Martinez, 2001). Los organismos del litoral presentan diversas características que contrarrestan estos efectos negativos. Las fuerzas hidrodinámicas son proporcionales al cuadrado de la velocidad del flujo y al área proyectada por el organismo (Koehl, 1977; Denny *et al.*, 1985). No es sorprendente, entonces, que las características que contrarrestan los efectos negativos de las fuerzas hidrodinámicas se presenten asociadas a la velocidad que experimentan los organismos y al área que proyectan. Algunos autores han asociado la resistencia al rompimiento y al desarraigo con la presencia de estructuras más robustas en los habitantes de las zonas con mayor estrés de flujo (*e.g.* Bell y Gosline, 1997). Otros autores reportan una reducción en el tamaño del cuerpo o de sus partes y la presencia de formas postradas para evadir el estrés (Denny *et al.*, 1985; Koehl y Alberte, 1988; Blanchette, 1997). También, se ha asociado la flexibilidad de algunos organismos con una reducción en el efecto que tienen las fuerzas hidrodinámicas dada el área máxima proyectada de sus cuerpos, ya que pueden reconfigurarse para proyectar un área menor (Koehl, 1984; Vogel, 1989). Muchos autores reportan cambios en las posturas y orientaciones de los animales como respuesta a las condiciones de flujo (Nishimoto y Herrnkind, 1978; Maude y Williams, 1983), mismos que pueden tener efectos considerables en las fuerzas hidrodinámicas que experimentan (Pond, 1975; Bill y Herrnkind 1976; Koehl, 1982; Jacklyn y Ritz, 1986).

A través de estudios teóricos y comparaciones de las fuerzas hidrodinámicas medidas con individuos en distintos niveles de exposición, se han establecido algunas relaciones causales entre su distribución y su exposición al oleaje (Gaylord *et al.*, 1994). Sin embargo, el esfuerzo de estos estudios ha estado enfocado mayoritariamente en organismos sésiles o con poca movilidad: macroalgas, plantas acuáticas, anémonas, corales, erizos, lapas, algunos moluscos bivalvos. Pocos son los estudios de este tipo en organismos con locomoción articulada (Bill y Herrnkind, 1976; Spaargaren, 1979; Blake, 1985; Martinez *et al.*, 1998; Martinez, 2001).

En cuanto a las técnicas utilizadas para medir y analizar las fuerzas hidrodinámicas, se reporta el uso de diversos dispositivos. Se ha medido el arrastre en anémonas, talos algales y plantas utilizando distintos arreglos de extensímetros (Koehl, 1977; Denny *et al.*, 1985; Vogel, 1989; Carrington 1990; Dudgeon y Johnson, 1992). Un extensímetro ('strain gauge') es una pieza metálica conductora fijada a una lámina flexible y aislante, y cuya resistencia eléctrica cambia con la deformación mecánica, lo cual permite calcular la fuerza que le deforma mediante una calibración. También se han empleado balanzas mecánicas de resorte atadas a plantas acuáticas mientras se remolcan apenas sumergidas a distintas velocidades (Koehl y Alberte, 1988). Otros tipos de transductores de fuerza, cada vez más automatizados se han utilizado también (Witman y Suchanek, 1984; Denny y Blanchette, 2000; Gaylord, 2000; García-March *et al.*, 2007).

Los transductores miden la fuerza total del flujo alrededor de los organismos, pero también es interesante analizar el movimiento del fluido. Para apreciar la dirección del flujo se puede simplemente seguir el movimiento de las partículas suspendidas en él. Si se toma una secuencia de imágenes de las partículas suspendidas se puede además calcular la velocidad a partir del desplazamiento de las partículas y el tiempo transcurrido entre dos cuadros sucesivos (Gupta y Lilley, 1985), éste es el principio de una sofisticada técnica llamada Velocimetría de Imágenes de Partículas o PIV por sus siglas en inglés (Adrian, 1991). Esta técnica se ha usado, por ejemplo, para analizar las corrientes generadas por los copépodos al alimentarse, las corrientes formadas por un camarón tubícola para ventilación y la estela de vórtices detrás de un pez en nado (Stamhuis y Videler, 1995).

El caso particular de los cangrejos ermitaños, habitantes vágiles del bentos, con locomoción

articulada y un refugio portátil, intercambiable y morfodiverso, resulta ciertamente interesante. No obstante, la influencia de la magnitud del oleaje en la ocupación de conchas por parte del cangrejo ermitaño ha sido un argumento poco explorado (Hahn, 1998; Argüelles *et al.*, 2009; Arce y Alcaraz, 2011). Este estudio pretende estudiar la influencia de la magnitud del oleaje sobre el patrón de ocupación de dos tipos de conchas por parte de un cangrejo ermitaño, utilizando mediciones PIV.

2. ANTECEDENTES

Diversos autores han mencionado una distribución diferencial de estos decápodos a lo largo de la franja intermareal (Hazlett, 1966; Reese, 1969; Young, 1979; Bertness, 1980, 1982) explicando el arreglo espacial de las poblaciones de cangrejos ermitaños como resultado de los efectos que el uso de la concha de gasterópodo tiene respecto a la depredación, la competencia, la disponibilidad del recurso, el estrés ambiental o una combinación de estos factores. Pocos han explicado esta distribución diferencial como resultado de la influencia del oleaje.

Calcinus tibicen (Herbst, 1791) ocupa diferentes tipos de conchas en zonas con distinta influencia del oleaje (Arguelles *et al.*, 2009). Las especies de conchas que utiliza *C. tibicen* fueron clasificadas en cuatro categorías de acuerdo a su morfología. Las conchas cónicas y turbinadas son más frecuentemente ocupadas conforme aumenta la velocidad del oleaje. Éstas tienen una razón peso/área-expuesta mayor que las neritiformes y turriculadas, por lo que los autores sugieren que un mayor peso o menor área expuesta conllevan ventajas como minimizar el arrastre y el riesgo de desprendimiento.

El estudio de la ocupación y la preferencia de *Calcinus californiensis* en la playa rocosa de Troncones, Guerrero, revela asimismo un patrón de ocupación donde distintas morfologías de concha son utilizadas según su posición en el gradiente de velocidades del intermareal (Arce y Alcaraz, 2011). En particular, el ermitaño *C. californiensis* ocupa la concha del molusco *Nerita scabricosta* Lamarck, 1822, en sitios donde la influencia del oleaje es baja y la concha de *Mancinella speciosa* (Valenciennes, 1832), donde el oleaje es intenso. Los autores del estudio sugieren que esta distribución heterogénea puede depender de la influencia del oleaje.

3. HIPÓTESIS

- i. Si la distribución de las especies de conchas ocupadas por un cangrejo ermitaño depende de las condiciones locales del flujo, entonces esperamos observar diferencias en el efecto mecánico del flujo sobre distintas conchas, de manera que las conchas ocupadas con mayor frecuencia en cada régimen de flujo sean aquéllas cuya morfología minimice este efecto.
- ii. Dado que las fuerzas hidrodinámicas no dependen únicamente del flujo circundante, sino que pueden ser modificadas también por la reacción del animal, esperamos encontrar una respuesta conductual de los ermitaños, concretamente un cambio en su posición u orientación que dependa de la magnitud del flujo y que minimice sus efectos.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Establecer el vínculo entre el patrón de ocupación de conchas de un cangrejo ermitaño y la influencia del oleaje.

4.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- i. Implementar una técnica cuantitativa de visualización de fluidos (Velocimetría de imágenes de partículas o PIV) para determinar los patrones del movimiento del agua alrededor de conchas de *Nerita scabricosta* y *Mancinella speciosa* en un intervalo relevante de velocidades, *i.e.* comparable con los regímenes de flujo registrados en el gradiente del intermareal.
- ii. Inferir los coeficientes de arrastre de las conchas en diferentes posiciones y en intervalo de velocidades correspondientes al gradiente litoral, con el fin de comparar puntualmente el efecto de las fuerzas hidrodinámicas entre las dos conchas y dilucidar si hay un vínculo con la distribución y ocupación de concha por los ermitaños en esta zona.
- iii. Evaluar la conducta *in situ* de cangrejos ermitaños expuestos al oleaje. En particular, registrar su posición respecto a la dirección de la corriente principal del flujo.

5. PREELIMINARES

5.1 DESCRIPCIÓN DEL ORGANISMO DE ESTUDIO

La ubicación taxonómica del ermitaño *Calcinus californiensis* (Fig. 1) de acuerdo con Poupin (2003):

Superclase **Crustacea** Pennant, 1777

Clase **Malacostraca** Latreille, 1806

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Eucarida** Calman, 1904

Orden **Decapoda** Latreille, 1803

Suborden **Pleocyemata** Buerkenroad, 1963

Infraorden **Anomura** Milne Edwards, 1832

Superfamilia **Coenobitidea** Dana, 1851

Familia **Diogenidae** Ortmann, 1892

Género **Calcinus** Dana, 1851

Especie ***Calcinus californiensis*** Bouvier, 1838



Figura 1. *Calcinus californiensis*

Se conocen cuarenta y tres especies del género *Calcinus*, cuatro encontradas a lo largo del Pacífico oriental. *Calcinus maclaughlinae* distribuido en la Isla Clipperton también conocida como Isla de la Pasión (al suroeste de México) se considera la especie hermana más cercana de *C. californiensis*. *C. explorator*, de distribución insular y *C. obscurus*, desde el Salvador hasta Perú, también son especies hermanas. Todas son, a su vez, morfológicamente similares a su congénere *Calcinus tibicen* del Atlántico occidental (Poupin *et al.*, 2006).

El carácter diagnóstico más confiable para identificar a las especies de éste género es el patrón de coloración. *C. californiensis* en vivo tiene un escudo torácico negro con márgenes rojos. Los pedúnculos oculares tienen una base con tonos naranjas, el resto va del marrón oscuro al negro con una delgada banda blanca cercana a la córnea. Las anténulas y sus flagelos son completamente anaranjados y las antenas, rojo brillante con espinas de punta blanca. Los quelípedos son negros, palma de la quela, mero y carpo, con márgenes de color rojo brillante. El último segmento del quelípodo izquierdo es negro con márgenes rojo brillante; el derecho uniformemente rojo brillante. La punta y las esquinas cortantes de los dedos son blancas. Los apéndices ambulacrales tienen una coloración

uniforme, rojo brillante con las garras de los dáciles negras. El abdomen toma tonalidades del color crema al blanco. Para ver una discusión más detallada sobre la sistemática y biogeografía de *C. californiensis* y las especies hermanas del Pacífico oriental, ver Poupin *et al.* (2006). Su localidad tipo está en San José I en el Golfo de California. Su distribución está reportada en el Golfo de California y desde Puerto Peñasco, Sonora (31°20'N) hasta El Salvador (13° 30'N).

5.2 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Playa Troncones es una playa rocosa donde habita *C. californiensis*, ubicada en el municipio Unión de Isidoro Montes de Oca en la región denominada Costa Grande, en el estado de Guerrero, en México. Sus coordenadas son las siguientes: 17°47'35"N, 101° 44' 46.6" O. Se encuentra en la *provincia biogeográfica mexicana* según Poupin y Bouchard (2006) que empieza en Cabo Corrientes, Jalisco (20°24'N) y acaba en Tangola, Oaxaca (16° 00'N; Tangolanda, Huatulco). El clima es cálido-subhúmedo, Aw según la clasificación de Köpen (García, 1981). Este tipo de clima 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.

La playa está compuesta por rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del cuaternario, última era en la escala geológica, que abarca 2. 588 millones de años atrás hasta el presente. Las formaciones son de tipo aluvial, es decir que, los sedimentos (arenas, limos, arcillas o gravas) no han sido consolidados en la roca, y presenta macizos fijos de textura áspera y gran cantidad de fisuras y grietas. La pendiente promedio registrada es de 28.4°.

Playa Troncones albergaba 698 habitantes en el último censo poblacional (INEGI, 2010; consultado el 10 Abril 2011). El sitio de estudio fue escogido por ser de fácil acceso y tener un bajo impacto antropogénico.

6. DESARROLLO EXPERIMENTAL

6.1 REGISTRO DE LA ORIENTACIÓN EN EL GRADIENTE DE VELOCIDAD

Para probar la hipótesis de que los cangrejos se orientan respecto a la dirección del flujo prevalente para minimizar el arrastre provocado por las diferentes conchas se midió la orientación en el campo de cangrejos de la especie *Calcinus californiensis* ocupando distintas conchas de gasterópodo: *Stramonita biserialis* Blainville, 1832, *Cantharus sanguinolentus* Duclos, 1846, *Nerita scabricosta* Lamarck, 1822, *Columbella fuscata* Sowerby, 1832, *Mancinella speciosa* Valenciennes, 1832 y *Mancinella triangularis* Blainville, 1832. Estas conchas de seis especies de gasterópodo son las que el *C. californiensis* utiliza con mayor frecuencia (Arce y Alcaraz, 2011).

Los canales o grietas en el macizo volcánico que se llenan con la llegada de una ola y se vacían cuando ésta se retira, constituyen un sistema donde el flujo es unidireccional. Estos canales habitados por un gran número de cangrejos ermitaños fueron elegidos como sitios de muestreo. Los canales de menos de 10 cm se excluyeron del muestreo para evitar el efecto de la restricción espacial en la conducta de orientación. Los canales se eligieron libres de rocas que perturbaran la entrada, salida o transición del flujo a través del canal. Con el fin de caracterizar los sitios de muestreo se registró el tiempo (t) en que llegó cada ola y la velocidad con la que llegó, durante aproximadamente doce minutos, en cada uno de seis canales. La frecuencia del oleaje ($F= 1/T$) en un canal se calculó con el promedio de los intervalos de tiempo que hubo entre la llegada de una ola y la siguiente ($t_{(n+1)} - t_n$). La profundidad fue registrada cada 30 segundos por cinco minutos para los mismos. El tipo de sustrato y la cobertura algal se registró en todos los casos. Así mismo, la velocidad máxima alcanzada por una ola durante el tiempo de muestreo, aproximadamente 10 minutos, fue registrada en cada canal. La velocidad se midió con un flujómetro (Global Flow Probe, © Global Water Instrumentation, Inc. 2004) al centro del canal y cerca del sustrato. La orientación de cada cangrejo ermitaño se registró después del paso de una ola y antes de que reiniciaran su locomoción. La orientación de las conchas de todos los cangrejos encontrados en canales adecuados se registró durante las horas de marea baja en dos temporadas: del 26 de febrero al 2 de marzo y los días 14 y 15 de septiembre de 2010. El registro de la orientación se realizó en dos pasos. Primero se determinó la dirección del flujo dejando en libre flotación un cordón de 15 cm. Después se registró el ángulo que forman el eje columelar (que va del ápice al canal sifonal) de cada concha con la dirección imperante del flujo. Un organismo cuya concha encara con el ápice a la corriente se consideró que está ubicado en 0° respecto al flujo. La concha

Nerita scabricosta, se consideró como un caso excepcional, dado que esta concha globosa es más ancha que larga. En vez de considerar el eje columelar, se registró la posición del punto más cercano al ápice sobre el eje diametral de la última espira. En ausencia de flujo la posición se midió respecto a la dirección del canal, en cuyo caso se designó como 0°, al extremo del canal más alejado de la costa. También se identificó y registró la especie de gasterópodo cuya concha ocuparon y los datos se manejaron por separado para cada especie. Los datos obtenidos se agruparon, además, en cinco intervalos de velocidad de acuerdo a la velocidad máxima registrada en el canal durante la medición (Tabla 1).

Tabla 1. Categorías de velocidad. Los datos obtenidos fueron agrupados en cinco categorías de velocidad.

Categoría	v0	v1	v2	v3	v4
Intervalo (m/s)	0	0.1- 0.3	0.4-0.6	0.7-0.9	>1 +

+ La máxima velocidad registrada es de 1.5 m/s.

6.1.1 Estadística

Los datos angulares se acomodaron en diagramas circulares con el programa de estadística circular Oriana Version 3.21 (Copyright © 1994-2010 Kovach Computing Service). El mismo software se utilizó para calcular el vector promedio designado por una dirección (μ) y una longitud (r) donde $0 < r < 1.0$, donde $r = 0$ significa la máxima dispersión de los datos. Los conjuntos de datos se analizaron a través de la prueba de Rao de espaciamento ("*Rao's spacing test*") haciendo uso de Circstat Toolbox para el software Matlab® (2010). Esta prueba es útil para analizar la uniformidad de los datos angulares, con base en el supuesto de que en una distribución uniforme las observaciones sucesivas están uniformemente espaciadas, con una distancia cercana a $360/N$, donde N es el número de observaciones. Si la distribución difiere de este modelo, como resultado de espacios descomunalmente largos o pequeños entre las observaciones, esta diferencia es evidencia de direccionalidad; la cual, en este estudio, implica que existe al menos una tendencia hacia una dirección con la cual las conchas de un grupo de cangrejos se encuentran alineadas. La prueba de Rao, en contraste con otras herramientas de la estadística circular, detecta patrones polimodales, se maneja con pocos supuestos limitantes y es eficiente aún cuando hay pocos datos (Zar, 2009).

Posteriormente, con el fin de llevar a cabo un análisis lineal, se transformaron los datos circulares de la siguiente manera. Dado un ángulo cualquiera α este se transforma en α' de la siguiente forma, si $\alpha > 180$ entonces $\alpha' = 360 - \alpha$, de lo contrario $\alpha' = \alpha$. El intervalo de los datos transformados va de 0° a 180° , de forma que los ángulos representan la desviación de la posición de la concha de 0° , donde la máxima desviación es 180° (e.g. si $\alpha = 350^\circ$, $\alpha' = 10^\circ$, así mismo, si $\alpha = 190^\circ$, $\alpha' = 170^\circ$). Esto se hizo bajo el supuesto de que hay un grado considerable de simetría bilateral (respecto al eje columelar y en el caso de *N. scabricosta*, el eje diametral de la última espira) en las conchas y que, para fines prácticos, el que una concha se desvíe hacia la izquierda o hacia la derecha, respecto a la dirección del flujo, es equivalente. La frecuencia de los ángulos (de 0 a 180°) se ajustó utilizando un modelo polinomial de segundo grado (i.e. una ecuación cuadrática de la forma $ax^2 + bx + c$). Los parámetros del modelo fueron comparados considerando la dispersión de los datos.

6.2 VISUALIZACIÓN PIV

Con el fin de dilucidar el vínculo entre el patrón de ocupación de conchas de *C. californiensis* y el efecto mecánico del flujo sobre ellas, se realizaron experimentos de visualización PIV. La técnica PIV se implementó para visualizar el flujo del aire en un túnel de viento, alrededor de dos conchas: *Nerita scabricosta* y *Mancinella speciosa*. A partir de la información que arroja esta técnica cuantitativa de visualización se calcularon las fuerzas hidrodinámicas que experimentan las conchas frente a un flujo. Para poder hacer una comparación entre los experimentos que se llevaron a cabo en el túnel de viento y las condiciones a las que los ermitaños se enfrentan en el litoral, fue necesario recurrir a un análisis de semejanza dinámica.

6.2.1 Fuerzas hidrodinámicas

Las fuerzas hidrodinámicas son aquéllas que experimenta un organismo como resultado de su interacción con un flujo. Los parámetros (o variables físicas) que resultan importantes para estudiar las fuerzas hidrodinámicas alrededor de un objeto sumergido están resumidos en la Tabla 2. Las fuerzas mecánicas (F) que resultan de la interacción de un fluido con un organismo dependen de las propiedades del fluido (ρ, μ), de la velocidad del fluido respecto al organismo (U) y del tamaño del organismo (A).

Tabla 2. Parámetros importantes para un estudio hidrodinámico.

Nombre del Parámetro	Símbolo	Unidades	Factores de Dimensión
Fuerza	F	[kg m / s ²]	MT ⁻²
Densidad del fluido	ρ	[kg / m ³]	ML ⁻³
Viscosidad del fluido	μ	[N/m ² s] = [kg / m s]	M L ⁻¹ T ⁻¹
Magnitud promedio del vector velocidad	U	[m / s]	L T ⁻¹
Área de Referencia	A	[m ²]	L ²

Las fuerzas mecánicas pueden descomponerse en dos elementos: la fuerza de arrastre ('drag') y la fuerza de empuje ('lift'). El arrastre es la componente de la fuerza que actúa sobre un cuerpo paralelamente a la dirección del movimiento y en sentido opuesto. El empuje es la componente perpendicular a la dirección del flujo. La ecuación de la fuerza de arrastre (F_D) para un cuerpo cualquiera puede expresarse como

$$F_D = C_D \frac{1}{2} \rho U^2 A \quad (1)$$

donde ρ es la densidad del flujo, U es la velocidad del flujo y A es el área de referencia, generalmente el área proyectada sobre un plano perpendicular a la dirección del flujo. El coeficiente de arrastre C_D , se define como:

$$C_D = 2 F_D / \rho U^2 A \quad (2)$$

Por otro lado la ecuación de la fuerza de sustentación (F_L) para un cuerpo cualquiera, puede expresarse como

$$F_L = C_L \frac{1}{2} \rho U^2 A \quad (3)$$

donde ρ es la densidad del flujo, U es la velocidad del flujo, y A es el área de referencia. El coeficiente de sustentación C_L , se define como:

$$C_L = 2 F_L / \rho U^2 A \quad (4)$$

6.2.2 Análisis dimensional, número de Reynolds y semejanza dinámica

La descripción de las fuerzas hidrodinámicas comprende cinco parámetros, asociadas a tres dimensiones físicas (Tabla 2): masa (M), longitud (L) y tiempo (T). Observemos con cuidado las unidades en que se expresa la ecuación de F_D (Ecuación 1) y la ecuación de C_D (Ecuación 2).

$$F_D = [\text{kg} / \text{m}^3] [\text{m} / \text{s}]^2 [\text{m}] = [\text{kg} / \text{s}^2]$$

$$C_D = [\text{kg} / \text{s}^2] / [\text{kg} / \text{m}^3] [\text{m} / \text{s}]^2 [\text{m}], \text{ lo cual se simplifica en}$$

$$C_D = [\text{kg} / \text{s}^2] / [\text{kg} / \text{s}^2] = 1$$

Con lo anterior se muestra que el coeficiente de arrastre es un número que no tiene unidades asociadas, *i.e.* es una expresión adimensional del arrastre.

El análisis dimensional nos permite agrupar, sistemáticamente, los parámetros dimensionales en un conjunto menor de parámetros adimensionales. El teorema de Buckingham establece que el conjunto mínimo de parámetros adimensionales es:

$$p = n - m,$$

donde n es el número de parámetros originales y m el número de dimensiones fundamentales.

F	U	D	μ	ρ	$n = 5$ parámetros	$n-m = 2$ parámetros adimensionales
$\frac{ML}{T^2}$	$\frac{L}{T}$	L	$\frac{M}{L^3}$	$\frac{M}{LT}$	$m = 3$ dimensiones	

El número de Reynolds es uno de dos parámetros adimensionales que predice el teorema de Buckingham, el otro es el coeficiente de arrastre. El análisis dimensional nos dice que existe una relación simple entre las variables adimensionales. En nuestro caso, con sólo dos números adimensionales independientes, tenemos que: $C_D = f(\text{Re})$

El número de Reynolds, popularizado por Osborne Reynolds cuando estudiaba la transición entre flujo laminar y turbulento, se puede escribir de la siguiente forma:

$$Re = \rho UD / \mu \quad (5)$$

Sin embargo, para entender su significado físico conviene escribirlo en la siguiente forma:

$$Re = \frac{\rho UD}{\mu} = \frac{\rho UD}{\mu} \frac{UD}{UD} \frac{1}{D/D} = \frac{\rho U^2}{(\mu U/D)} \frac{D^2}{D^2}$$

donde $\rho U^2 D^2 \sim (\text{presión dinámica}) \times (\text{área}) \sim \text{fuerza de inercia}$
y $(\mu U/D) D^2 \sim (\text{esfuerzo viscoso}) \times (\text{área}) \sim \text{fuerza viscosa}$

De lo anterior es evidente que Re es una relación entre las fuerzas inerciales y fuerzas viscosas que actúan sobre un fluido al desplazarse. Cuando dominan las fuerzas viscosas, es decir, a números de Reynolds muy bajos, el fluido se mueve como si estuviera conformado por láminas que fluyen independientes y que no se mezclan, y se dice que el fluido es "laminar". El flujo turbulento ocurre cuando las fuerzas inerciales son dominantes, cuando el número de Reynolds es alto. Un flujo turbulento suele presentar vórtices caóticos, recirculaciones y otras inestabilidades.

Además de caracterizar al flujo, el número de Reynolds es útil para comparar entre un sistema físico y un modelo del mismo. En el presente estudio, nos interesan las fuerzas que actúan sobre una concha (*M. speciosa* o *N. scabricosta*) que carga un cangrejo en una posición dada, cuando el flujo de agua de mar se mueve a través de ella. Como modelo para el sistema mencionado, optamos por estudiar las fuerzas mecánicas que actúan sobre un ejemplar, de la misma especie y en la misma posición, expuesto a un flujo de aire. Las características físicas del agua de mar y del aire son claramente distintas (Tabla 3). Sin embargo, se puede asegurar que el sistema físico y el modelo son semejantes dinámicamente cuando los parámetros adimensionales (Re) que caracterizan al flujo del sistema son iguales, aunque difieran las cantidades físicas de sus parámetros dimensionales: velocidad (U), dimensión característica (D), densidad (ρ), y viscosidad (μ).

Tabla 3. Las propiedades físicas del viento y el agua de mar.

Característica	Agua de mar (35g kg ⁻¹ ; 20°C)	Aire (20°C)	Unidades
Densidad	1.026 x 10 ³	1.225	kg / m ³
Viscosidad	1.08 x 10 ⁻³	1.81 x 10 ⁻⁵	kg / m s

La densidad y la viscosidad del agua de mar y del aire son propiedades constantes de estos fluidos. Por otro lado, todas las mediciones se hicieron con referencia a una dimensión característica (D) elegida arbitrariamente como la altura de la concha. Entonces el único parámetro del modelo que tuvo que ajustarse con fines comparativos fue la velocidad del fluido ($U_{\text{mar}} = kU_{\text{aire}}$) de tal forma que el número de Reynolds que caracteriza al flujo de agua de mar fuera igual al que caracteriza al viento ($Re_{\text{mar}} = Re_{\text{aire}}$).

6.3 ARREGLO EXPERIMENTAL

El arreglo experimental constó de un túnel de viento subsónico para generar el flujo alrededor de la concha, una plataforma de acrílico diseñada para el montaje de la misma dentro del túnel y un sistema PIV para la adquisición de imágenes del flujo alrededor de la misma. Cualquier sistema PIV comprende cuatro elementos básicos: partículas trazadoras, una fuente de luz, una cámara para la adquisición de las imágenes y un procesador. Para este estudio se utilizaron partículas de humo como trazadoras, un láser de doble pulso, una cámara CCD de alta definición y un procesador FlowMap.

A grandes rasgos, una vez posicionada una concha en la plataforma dentro del túnel, se instaló el sistema de iluminación láser sobre la mesa del túnel, desviando la hoja con un espejo hacia la región de pruebas. Se activó el generador de humo y el motor del ventilador del túnel para generar un flujo sembrado con partículas trazadoras. Finalmente, mediante el procesador se sincronizó cada pulso láser con la adquisición de cada cuadro y se obtuvieron secuencias de imágenes de partículas (Figura 2).

6.3.1 Túnel de viento

Para generar el flujo, se utilizó un túnel de viento subsónico Armfield C2, que se encuentra en el Laboratorio de Prácticas de la Facultad de Ingeniería (División de Ciencias Básicas y Posgrado, Edificio Luis G. Valdés Vallejo) de la Universidad Nacional Autónoma de México, campus Ciudad Universitaria. El aire entra en la sección de pruebas a través de una moldura de fibra de vidrio de contracción 3:1. La sección de pruebas es una pieza de acrílico transparente con una sección transversal octagonal que mide 304 mm de ancho por 304 mm de alto. El aire sale de ésta succionado a través del túnel por un ventilador accionado por un motor de frecuencia variable.

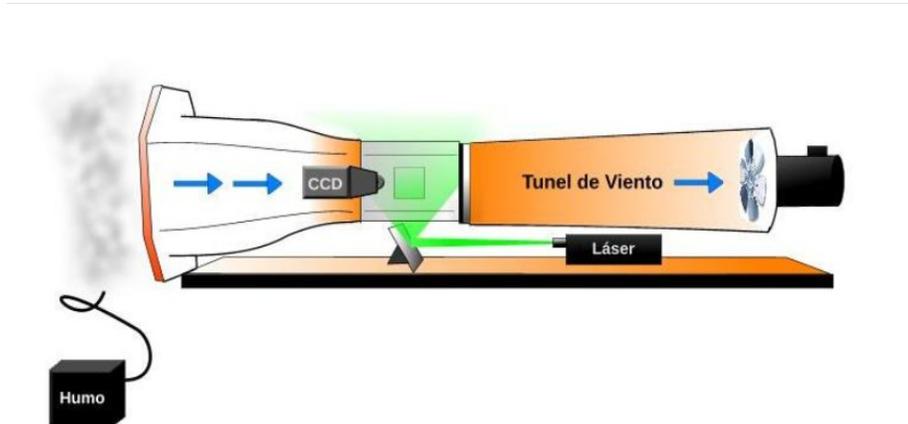


Figura 2. Arreglo experimental. El flujo, sembrado con partículas de humo, es iluminado en la sección de pruebas con una hoja delgada de luz láser verde, paralela a la dirección de la corriente principal (indicada por las flechas). La cámara de alta velocidad CCD registra dos cuadros consecutivos de las partículas iluminadas, mismos que envía al procesador donde se estima el desplazamiento del flujo.

Calibración de la velocidad del túnel de viento.

Para determinar la velocidad del flujo en la zona de pruebas a partir de la frecuencia del motor se utilizó una calibración previa (Huertas, 2008). Esta consistió en medir la presión de entrada en la zona convergente del túnel utilizando un micromanómetro diferencial, para después inferir la velocidad del flujo usando la ecuación de Bernoulli. Una vez medidas las velocidades para veinte frecuencias distintas del motor, el mejor ajuste de la velocidad (v) en función de la frecuencia (f) del motor fue dado por la siguiente ecuación: $v = 0.6353 f - 0.7553$ (Huertas, 2008). Esta ecuación fue utilizada para calcular la velocidad de corriente libre ('freestream'). Las velocidades utilizadas en este estudio, y las correspondientes frecuencias de rotación del motor se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Frecuencias del motor y las velocidades equivalentes del aire en el túnel de viento.

f (Hz)	7.5	10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5	30	32.5	35	37.5	40	42.5	45	47.5	50
V (m/s)	4	5.6	7.2	8.8	10.4	11.9	13.5	15.1	16.7	18.3	19.9	21.5	23.7	24.7	26.2	27.9	29.4	31

6.3.2 Plataforma y disco giratorio

Para cada una de las conchas, se analizó la transición del flujo en cuatro posiciones: (a) con el extremo anterior de frente al flujo, con el eje antero-posterior perpendicular al flujo (con ápice de frente (b) y de espaldas (c) al lente de la cámara) y (d) con el extremo dorsal de frente al flujo (Figura 3).

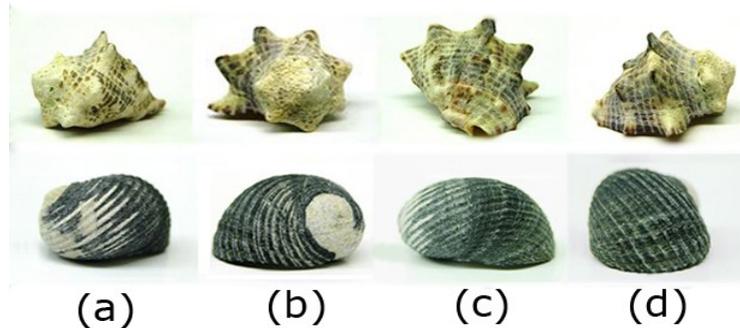


Figura 3. Posiciones de las conchas respecto al flujo. De izquierda a derecha se muestran las posiciones Frontal (a), Lateral-1 (b), Lateral-2 (c) y Dorsal (d).

El láser se colocó sobre la mesa bajo el túnel y su hoja de luz fue proyectada por un espejo (Figura 2). Éste arreglo es simple y seguro. Cada concha fue adherida a un disco giratorio para facilitar el cambio de su posición respecto al flujo. El disco giratorio se insertó en la cara inferior de una plataforma, de forma que la concha no proyectase una sombra en el campo de interés iluminado por el láser (Figura 4).

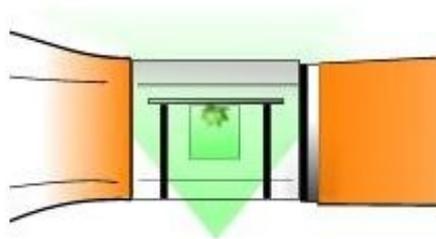


Figura 4. Sección de pruebas. La figura muestra las posiciones relativas de una concha en la sección de pruebas del túnel de viento. La concha está adherida a un disco giratorio, que es insertado en la plataforma.

6.3.3 Sistema PIV

Los componentes del sistema PIV pueden dividirse en tres categorías según su función: (I) Adquisición de Imágenes, (II) Procesamiento: correlación y validación, (III) Post-procesamiento y presentación de datos.

I. Adquisición de imágenes

Partículas trazadoras

La técnica de PIV mide la velocidad de las partículas suspendidas en el flujo, a éstas se les conoce como partículas trazadoras y su selección depende de diversos parámetros. El tamaño debe ser tal que permita reflejar la cantidad de luz necesaria para ser detectada por las cámaras. Las partículas deben seguir fielmente al flujo, en otras palabras, no interactúan entre sí ni con los flujos. Adicionalmente, la concentración debe ser suficiente para obtener una buena correlación de los pares de fotografías. En éste estudio se utilizaron partículas de humo. Para generarlas se utilizó el equipo 10D90SPT Smoke Generator de DANTEC DYNAMICS. El equipo está diseñado para la visualización de aire en movimiento. El humo se produce al calentar aceite de parafina. El diámetro promedio de las gotas de humo es de cerca de $1.5 \mu\text{m}$, y nunca sobrepasa los $5 \mu\text{m}$.

Láser

Para provocar un reflejo intenso sobre cada partícula, suficiente para ser captado por las cámaras y generar las imágenes correspondientes, se utilizó un sistema láser de doble cavidad Q-switched Nd:YAG (basado en un cristal de granate de Itrio-Aluminio dopado con Neodimio) New Wave Research SOLO III-15 de longitud de onda $\lambda = 532\text{nm}$ (Fig. 5). El láser produce hojas de luz pulsátiles, empleando un ensamble óptico. El intervalo entre dos pulsos se ajusta en función de la velocidad, de forma que las partículas en el flujo no avancen de manera significativa entre dos cuadros, impidiendo estimar su desplazamiento. Los pulsos generados son de corta duración, tal que las partículas no presentan movimiento significativo durante su exposición. Se montó el sistema de iluminación, cuidando que la hoja láser fuera vertical y se encontrara perpendicular al eje óptico de la cámara.

Ensamble óptico

El ensamble óptico consta de un conjunto de lentes, guías y sistemas de ajuste para convertir el haz láser en una hoja. Utilizamos un ensamble serie 80X60 para el sistema láser Nd:YAG (Fig. 5). La hoja generada tiene un ángulo de divergencia fijo de 0.35rad, pero se puede orientar en el plano deseado. El espesor de la hoja se ajustó aproximadamente a 1.0mm en la región fotografiada, moviendo el foco de la lente del ensamble.



Figura 5. Del lado izquierdo de la figura se muestra el láser de doble cavidad Q-switched Nd:YAG, del lado derecho el ensamble óptico serie 80X60.

Cámara y filtro

Las posiciones inicial y final de los trazadores dentro del flujo se capturaron en una secuencia de imágenes digitales, en escala de grises, empleando una cámara de alta definición CCD Kodak Megaplex ES1.0 Type 16 (30 Hz). Cada par de cuadros fue transferido secuencialmente hacia el procesador FlowMap para su almacenamiento, correlación y posterior procesamiento. Por cada arreglo se registraron quinientos pares de cuadros. Éstas cámaras son más sensibles a las longitudes del espectro correspondientes al azul y verde, lo cual es conveniente dado el sistema de láser disponible. Adicionalmente, se utilizó un filtro verde que sólo permite el paso de la longitud de onda de los reflejos

de las partículas, eliminando el ruido óptico que representa la luz de fondo. Aunque los filtros mejoran la calidad de las imágenes de partículas, generalmente se presentan reflejos no deseados del láser sobre superficies cercanas a la zona de medición. Éste tipo de ruido se puede eliminar por medio de software.



Figura 6. Cámara CCD Kodak Megaplug ES1.0 y filtro verde.

Procesador FlowMap

El procesador FlowMap se utilizó para sincronizar los disparos de la cámara con las emisiones pulsadas del láser. Por otro lado, a través de los *buffers* de entrada, recibió los cuadros enviados por la cámara y los dividió en áreas de interrogación que envió a la unidad de correlación. La unidad de correlación produjo los campos vectoriales de velocidades a partir de la comparación de dos imágenes y los envió a una computadora personal a través de tarjetas Ethernet instaladas en ambos dispositivos. Una vez almacenada la información en el disco duro de la PC, el análisis se lleva a cabo en el software FlowManager. Las especificaciones de los componentes pueden consultarse en la Tabla 5.

Tabla 5. Componentes del procesador

Tarjeta de sincronización
2 Buffers de entrada 80N340 con módulo de personalidad 80N53 para Kodak Megaplug ES 1.0 y memoria de 128Mb
2 Tarjetas de correlación 80N130
Tarjeta madre (CPU) con 32Mb de RAM
Tarjeta de comunicación Ethernet

II. Procesamiento: correlación y validación

Software FlowManager

Como intermediario entre el usuario y el procesador FlowMap se utilizó el software FlowManager. Con este software se da de alta el equipo necesario (sistema de iluminación y la cámara) y se configura su sincronización. Además, a través de éste, se especifican los parámetros del proceso de adquisición de imágenes, de almacenamiento, de correlación y de generación de mapas de vectores de velocidad.

Tabla 6. Parametros de adquisición de imágenes.

Característica	Símbolo	Valor
Número de ráfagas		2
Pares de cuadros por ráfaga	N	250
Tiempo entre pares de fotografías	T _{par}	
Tiempo entre cuadros	Δt	5-100[μ s] *

* En la tabla se muestra un rango, ya que el tiempo entre cuadros se establece dinámicamente de acuerdo a la velocidad del flujo de aire del arreglo.

Correlación adaptativa

La correlación tiene como objetivo localizar el desplazamiento más probable de una región de flujo en dos cuadros diferentes. En una correlación clásica, las partículas se pueden localizar por la intensidad de reflejo, ya que cada partícula presenta un valor característico. Una vez obtenido el par de posiciones, se puede calcular el desplazamiento de una región de un cuadro a otro. Ya que el tiempo entre cuadros es conocido, se puede generar un mapa de vectores de velocidad. En este estudio, se eligió mediante FlowManager un método de correlación adaptativa para el cálculo de los mapas de vectores en FlowMap.

Validación

Este procedimiento tiene como fin el eliminar los vectores incorrectos resultantes de la inexactitud del proceso de correlación y, si es necesario, sustituirlos con vectores estimados con métodos de interpolación. Los parámetros de validación, especificados junto con el proceso de correlación adaptativa, se encuentran en la Tabla 7.

III. Post-procesamiento y presentación de datos

El software Flowmanager divide cada una de las imágenes obtenidas en $n \times m$ subregiones cuadradas de 32 x 32 píxeles, llamadas áreas de interrogación, donde n es el número de renglones y m el número de columnas en las que queda dividida la imagen. Después cuantifica, por medio de un vector en R^2 , el desplazamiento de cada partícula del área, en el tiempo transcurrido entre una fotografía y la siguiente. El vector resultante de multiplicar por $1/\Delta t$ el promedio de los vectores de desplazamiento de todas las partículas de un área es el vector de velocidad promedio para dicha área.

Tabla 7. Correlación y Validación. Se muestran los valores seleccionados para la validación y correlación adaptativa.

Opción	Valor	
Tamaño de las áreas de interrogación	Horizontal (píxeles)	32
	Vertical (píxeles)	32
Superposición de las AI	Horizontal (%)	50
	Vertical (%)	50
Número de pasos de refinamiento	2	
Iteraciones por paso de refinamiento	2	
Refinamiento: precisión de subpíxeles	Si	
Offset de las áreas de interrogación	Diferencia central	
Tamaño de los mapas de vectores	Tamaño de las imágenes	
Validación respecto al segundo pico	1.2	
Validación local promedio	Tamaño de la vecindad	3 x 3
	Factor de aceptación	0.05
	Iteraciones	3

Por cada par de fotografías, Flowmanager entrega un archivo de texto con tantos renglones como áreas de interrogación, cada uno de los cuales incluye cuatro números: x, y, u y v , donde (x,y) es la posición del centro de la correspondiente área de interrogación, y (u,v) es el vector de velocidad promedio en la misma. De estos archivos se reconstruyen cuatro matrices X, Y, U y V , todas de tamaño $n \times m$, cuyas entradas i,j almacenan, respectivamente, las componentes horizontal y vertical de la

posición y las componentes horizontal y vertical de la velocidad, del área de interrogación i,j .

Por otro lado, de una fotografía se extrae el contorno de la concha, lo que nos permite delimitar la región de las imágenes de PIV dentro de la cual están los vectores de velocidad que tomaremos en cuenta para hacer los cálculos de presión y posteriormente de arrastre. A esta región le llamamos máscara, y de aquí en adelante nos referiremos siempre a puntos dentro de ésta (Fig. 7).

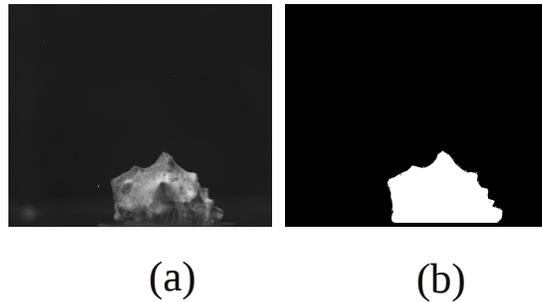


Figura 7. Máscara. La foto del lado izquierdo es una foto de *M. speciosa* en el túnel, de la cual se obtuvo una máscara. La foto del lado derecho es la máscara; ignoramos los vectores de desplazamiento calculados para el área coloreada en blanco.

Con la finalidad de calcular el arrastre generado por la concha e ignorar las fluctuaciones en éste debido a la incertidumbre experimental, se toman diversas muestras de los pares de fotografías, se hacen los cálculos como se detalla a continuación, y se observa la media y desviación estándar de los resultados.

Una muestra está conformada por un conjunto consecutivo de K archivos de datos. Para cada uno de estos archivos podemos construir las matrices X_k , Y_k , U_k y V_k , con k entre 1 y K , todas las cuales son de tamaño $n \times m$. Basados en estas matrices se construyen las matrices \underline{X} , \underline{Y} , \underline{U} y \underline{V} , cuyas entradas (i,j) son el promedio, sobre k , de las entradas (i,j) de las matrices X_k , Y_k , U_k y V_k , respectivamente. Así mismo, se construyen las matrices \underline{U}' y \underline{V}' , cuyas entradas (i,j) son las desviaciones estándar de las entradas (i,j) de las matrices U_k y V_k , respectivamente.

Con base en estas seis matrices que construimos para cada muestra, podemos calcular cual es, en cada punto i,j de la imagen, la velocidad promedio del flujo, las primeras y segundas derivadas espaciales de ésta.

Ahora bien, como se muestra en el trabajo de Gurka et al. (1999), si aplicamos el operador divergencia a la ecuación newtoniana incompresible de Navier-Stokes, podemos llegar a una expresión del laplaciano de la presión que depende únicamente del campo de velocidades y sus primeras y segundas derivadas parciales. Ésto es apropiado si despreciamos los efectos de la turbulencia. Para tomar en cuenta éstos últimos, basta introducir a la expresión del laplaciano un término que considera la variación en la velocidad, que cuantificamos como la desviación estándar de ésta, y sus derivadas espaciales.

De esta forma, con el procedimiento arriba descrito podemos construir, a partir de un conjunto de pares de imágenes de PIV (una muestra) una expresión para el laplaciano de la presión, es decir, una ecuación de tipo Poisson para la misma:

$$\nabla^2 p = -\rho \left(\left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 + 2 \frac{\partial u}{\partial y} \frac{\partial v}{\partial x} + \left(\frac{\partial v}{\partial y} \right)^2 + \frac{\partial^2}{\partial x^2} (u')^2 + 2 \frac{\partial^2}{\partial xy} (u'v') + \frac{\partial^2}{\partial y^2} (v')^2 \right) \quad (6)$$

En la ecuación (6) ρ es la densidad (que se supone uniforme), u y v son las componentes horizontales y verticales de la velocidad, y u' y v' las respectivas de la componentes de la velocidad fluctuante media, Es importante recordar que el PIV nos proporciona el valor para los campos de velocidad sólo en una cantidad finita de puntos ($n \times m$). Ya que u , v , u' y v' son funciones continuas, estas componentes se interpolan a partir de las matrices \underline{U} , \underline{V} , \underline{U}' y \underline{V}' , mencionadas anteriormente, para mejorar su resolución espacial. Utilizando el método de elemento finito se resuelve la ecuación anterior, lo que da como resultado el campo de presión alrededor de la concha. A partir de los campos de velocidad se calculó, además, la intensidad de la turbulencia, definida como la relación entre media cuadrática de la velocidad fluctuante y la velocidad media del flujo.

Análisis de volumen de control

A partir de los campos de velocidades y de presiones podemos calcular la fuerza de arrastre que actúa sobre la concha. Para ello se considera una caja (volumen de control) alrededor de la concha (Fig. 8) y se considera la diferencia entre el momento que tiene el fluido al entrar por la izquierda (segmento AB) y el que tiene al salir por la derecha (segmento CD). Por conservación del momento, esta diferencia se debe a la fuerza de arrastre que actúa sobre la concha.

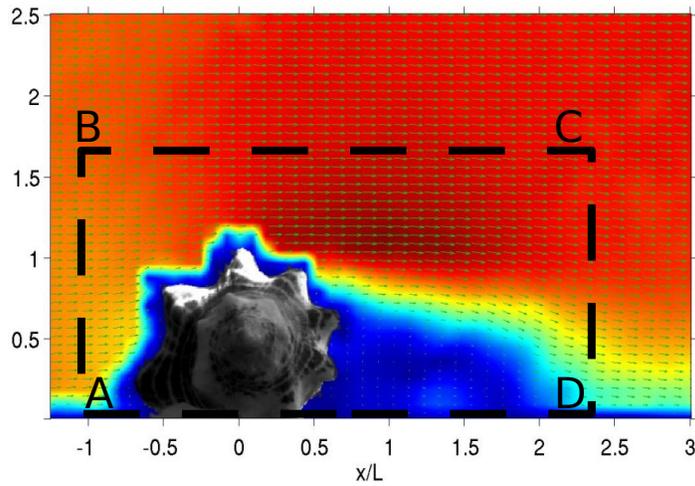


Figura 8. Análisis de Volumen de Control. La figura es un esquema del análisis de volumen de control. Se considera la diferencia de momento que el fluido lleva al entrar por el segmento AB de la caja y al salir por el segmento CD, la cual se atribuye a la fuerza de arrastre. La imagen es un campo de velocidades alrededor de una concha con la magnitud de los vectores representada en una escala de color.

Dado que el momento es igual a la masa por la velocidad, esta diferencia se puede calcular con la ecuación:

$$F_D = - \int_A^B (\rho u^2 + \rho u'^2 - P) dy + \int_C^D (\rho u^2 + \rho u'^2 - P) dy \quad (7)$$

donde u es la componente horizontal de la velocidad del flujo, u' es la componente horizontal de la velocidad fluctuante, y P es la presión que, también por conservación del momento, tiene una influencia negativa en la fuerza que se ejerce sobre la concha. Cabe mencionar que este análisis desprecia la fricción viscosa sobre las paredes del volumen de control.

A partir de la fuerza de arrastre podemos calcular el coeficiente de arrastre utilizando la ecuación de C_D (8).

$$C_D = 2 F_D / \rho U^2 D \quad (8)$$

donde D es la altura de la concha (su proyección sobre el plano perpendicular al flujo) y U es la

velocidad del flujo con respecto al promedio, que en este caso es el valor medio de la matriz \underline{S} cuya entrada i,j es igual a la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las entradas i,j de las matrices \underline{U} y \underline{V} . Nótese que la ecuación (8) corresponde al caso bidimensional de la ecuación (2) de la sección 6.2.1.

Además de dicho coeficiente de arrastre sabemos cual fue la frecuencia del ventilador con que se tomó la muestra, y a partir de ésta podemos calcular la velocidad de calibración y posteriormente el número de Reynolds del flujo.

Al final de este proceso tenemos, para cada frecuencia (y por consiguiente número de Reynolds) un conjunto de coeficientes de arrastre, de tantos elementos como K , el tamaño de la muestra. En los resultados aquí mostrados se tomó $K = 3$, y éstos son consistentes con los que se hicieron, aunque no se muestran, para $K = 10$ y $K = 500$.

Con un análisis similar, también es posible determinar la fuerza y coeficiente de sustentación. Sin embargo, dados los objetivos principales de este trabajo, un análisis de éstos no se presenta.

Estos datos se filtraron de la siguiente forma. Primero, se eliminaron los datos que, por error experimental, presentaran arrastres negativos. Después se calculó la media y la desviación estándar de los datos correspondientes a cada número de Reynolds. Se eliminaron los datos que estuvieran a más de una desviación de estándar de la media. Si después de esto existe algún número de Reynolds para el que existan menos de 10 datos, consideramos que para ese caso no se alcanzó la convergencia estadística y se descartó.

Al final de este proceso de filtrado tenemos, para cada Re , la media de las muestras con este Re y su desviación estándar. Posteriormente, estos datos se suavizaron utilizando el método de promedios móviles con radio = 3. Por último, y para facilitar la comparación con las imágenes presentadas en la literatura, se graficaron dichos datos en escala logarítmica. Todo procesamiento se realizó mediante código escrito con el software Matlab® (2010).

7. RESULTADOS

En este capítulo se presentan los resultados más importantes de los experimentos realizados. Primero se presentará un caracterización de los sitios en que se midió la conducta de orientación. En segundo lugar, se mostrará la distribución de los ermitaños en distintas conchas en un gradiente de velocidad en la zona intermareal de Troncones, Guerrero. A continuación se presentará un análisis de su orientación en el campo. Y finalmente se presentarán los resultados de los experimentos en el túnel de viento.

7.1. CARACTERIZACIÓN DE LOS CANALES

La profundidad media en todos los canales fue mayor a quince centímetros. No hubo exposición aérea de los organismos en ningún momento. El sustrato estuvo compuesto principalmente de roca volcánica y no se encontraron macroalgas en ningún canal. La frecuencia del oleaje, la profundidad media de la columna de agua, la velocidad media y el promedio de los cinco valores más altos de velocidad para cada canal registrados durante doce minutos se muestran en la Tabla 8. Es importante resaltar que en los canales que medimos, la frecuencia y la velocidad del oleaje son parámetros independientes, *e.g.* el canal recorrido por las velocidades más altas no necesariamente es el aquél impactado con mayor frecuencia (Fig. 9).

Tabla 8. Caracterización del flujo de agua en los canales.

	Canal	1	2	3	4	5	6
Parámetros	Frecuencia promedio (Hz)	0.025	0.035	0.039	0.046	0.050	0.077
	Profundidad media (cm)	15.30 ± 3.65	23.08 ± 4.56	26.77 ± 6.24	38.91 ± 7.01	26.82 ± 7.07	28.54 ± 4.80
	Velocidad media (cm/s)	36.14 ± 13.66	27.25 ± 12.45	53.26 ± 25.60	76.89 ± 27.78	51.87 ± 23.99	60.11 ± 27.16
	Velocidad máxima (cm/s) ¹	58.00 ± 1.42	51.30 ± 7.56	85.30 ± 0.81	119.2 ± 19.35	80.86 ± 3.53	104.7 ± 10.93

± Indica la desviación estándar de los datos , ¹ promedio de los cinco valores más altos de velocidad.

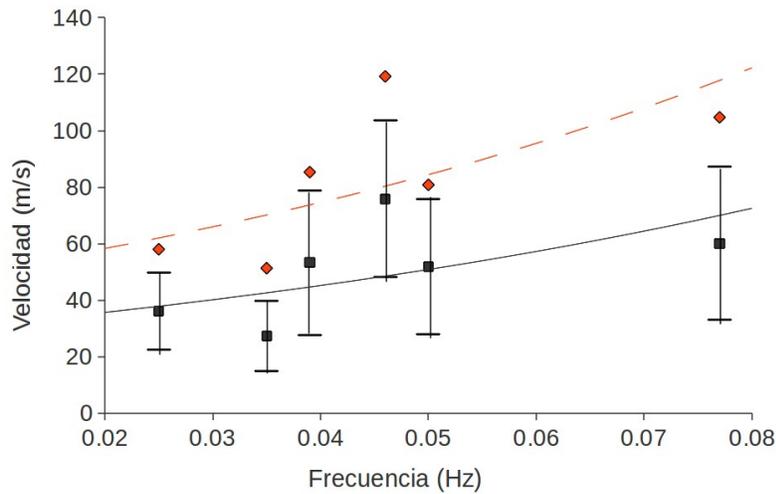


Figura 9. Velocidad y frecuencia del oleaje en los diferentes canales. En cuadros, la velocidad promedio y su desviación estándar. En rombos, la velocidad máxima.

7.2 DISTRIBUCIÓN EN UN GRADIENTE DE VELOCIDAD

Un total de 736 cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus californiensis* fueron encontrados en canales formados en el macizo volcánico de la zona intermareal. Para cada una de las seis conchas más ocupadas por esta especie de ermitaño se muestra la frecuencia de los cangrejos que las ocupan en distintos intervalos de velocidad (Tabla 1; Fig. 10). Los cangrejos que ocuparon *Nerita scabricosta* y *Columbella* sp se encontraron principalmente en canales donde el flujo del agua es bajo o nulo. En contraste, los cangrejos en *Mancinella speciosa* se encontraron con mayor frecuencia en canales donde el flujo alcanza altas velocidades. Los cangrejos en *M. triangularis*, *C. sanguinolentus* y *S. biserialis* son más frecuentes en canales con velocidades intermedias.

7.3 ORIENTACIÓN EN UN GRADIENTE DE VELOCIDAD

Los datos se presentan a través de diagramas circulares en los cuales cada punto representa la dirección del ápice (o del punto más cercano a la apertura del eje diametral, en el caso de *N.*

scabricosta) respecto a la dirección de la corriente principal del flujo. Se presentan datos para cada una de las seis especies de conchas de gasterópodo ocupadas con mayor frecuencia por *Calcinus californiensis* (Fig. 11). Los datos angulares están agrupados de acuerdo a la velocidad máxima registrada registrada durante la medición de la posición del cangrejo (Tabla 1).

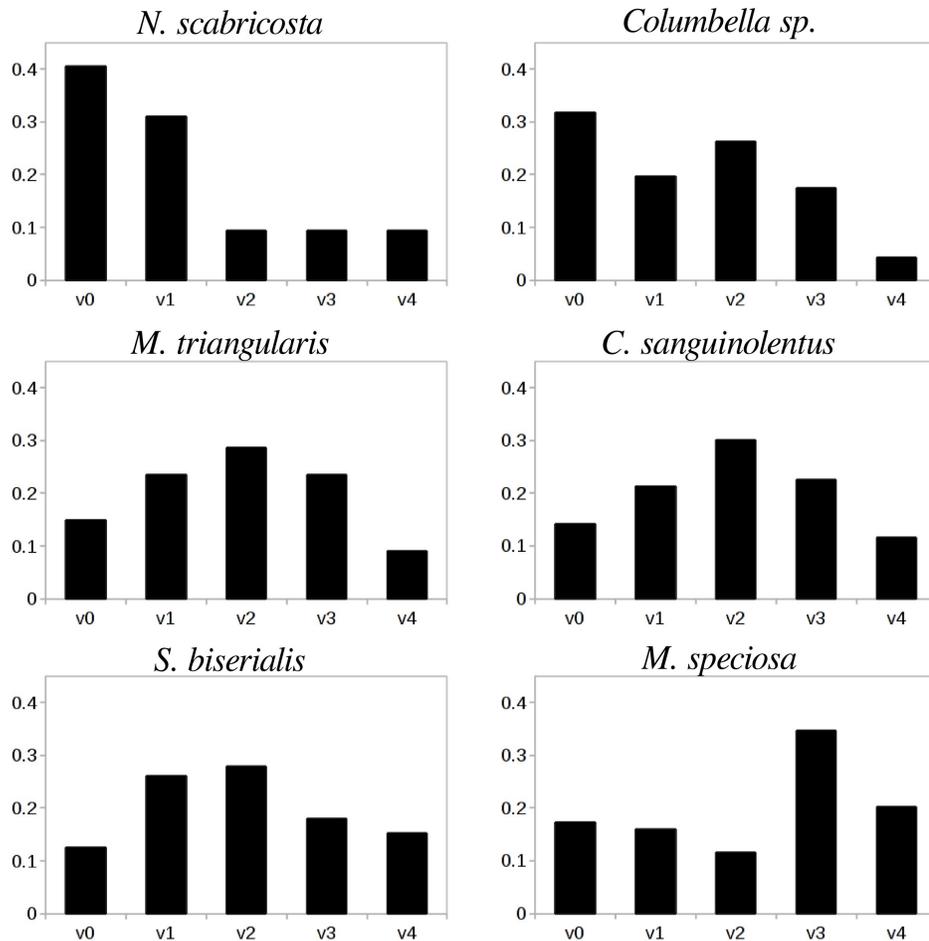


Figura 10. Abundancia relativa de los cangrejos ermitaños en un gradiente de velocidad, de acuerdo a la concha que ocupan. Se muestra la frecuencia con que encontramos a un cangrejo ocupando cada concha, en distintos intervalos de velocidad.

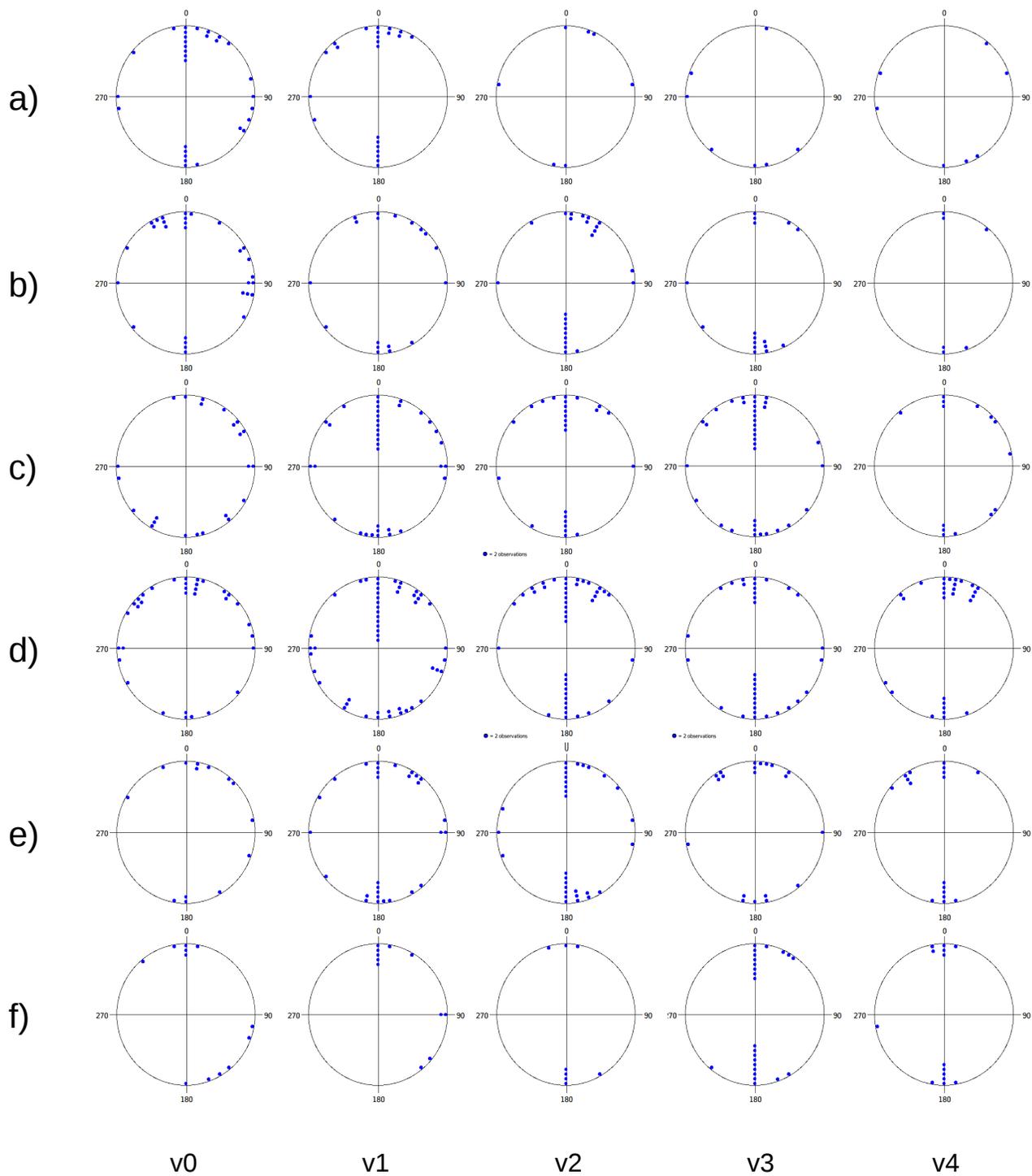


Figura 11. Arreglo circular de los datos angulares. Cada punto representa la posición de una concha ocupada por *C. californiensis*: a) *N. scabricosta*, b) *Columbella* sp, c) *M. triangularis*, d) *C. sanguinolentus*, e) *S. biserialis* y f) *M. speciosa*. En el eje horizontal se muestran intervalos de velocidad: $v_0=[0]$, $v_1=[0.1-0.3]$, $v_2=[0.4-0.6]$, $v_3=[0.7-0.9]$, $v_4=[>1.0]$ en unidades de m/s.

Existen dos tendencias contrastantes: la tendencia que muestran los cangrejo al ocupar *N. scabricosta* y la tendencia que muestran en el resto de las conchas. En canales sin flujo, los cangrejos que habitan en una concha de *N. scabricosta* se encuentran con el eje diametral de la última espira alineado con la dirección del canal ($\mu= 4.77^\circ$, $r = 0.421$, $U=188$, $p<0.001$). En canales donde el flujo alcanza velocidades hasta de 0.3 m/s, los organismos se encuentran alineados respecto a la dirección de la corriente principal ($\mu= 0.34^\circ$, $r = 0.663$, $U= 231.7$, $p<0.001$), mientras que en canales donde la velocidad es mayor, no hay evidencia de direccionalidad .

En contraste, los cangrejos que ocupan *M. triangularis*, *C. sanguinolentus* y *S. biserialis*, están alineados en todas las velocidades, encarando la corriente con el ápice de su concha (0°) o bien en la posición opuesta (180°), mientras que en ausencia de flujo no hay evidencia de direccionalidad. Por último, los cangrejos en *M. speciosa* no sólo están alineados con la dirección de la corriente principal en todas las velocidades, sino que también se alinean con la dirección del canal en ausencia de flujo. Es importante notar que en la mayoría de los casos *M. speciosa* enfrenta a la corriente dorsalmente, con el ápice en 180° (Tablas 9 y 10).

Los resultados del análisis de los datos transformados ($0 < \alpha' < 180$) indican, que la orientación de las conchas cambia conforme aumenta la velocidad. La ecuación que describe mejor la curvas de frecuencias angulares es de tipo polinomial de segundo grado, de la forma $ax^2 + bx + c$. Los valores de los parámetros y su desviación estándar se muestran en diagramas de dispersión junto con las curvas que describen (Fig. 12). El incremento en el grado de curtosis de las curvas cuadráticas, que depende de los parámetros a y b, implica un incremento en la frecuencia con la que los ermitaños son encontrados formando ángulos cercanos a 0° y 180° , conforme aumenta la velocidad del agua. Así mismo, indica que las posiciones lejos de estos ángulos, se vuelven menos frecuentes.

Tabla 9. Cálculo del parámetro estadístico "U" de la Prueba de Espaciamiento de Rao (*Rao's Spacing Test*).

	v0: sin flujo	v1[0.1 - 0.3]	v2 [0.4 - 0.6]	v3 [0.7 - 0.9]	v4 < 1
<i>N. scabricosta</i>	188.0**	231.7**	119.3	107.1	115.7
<i>Columbella sp.</i>	195.9*	150.0	235.0**	212.5**	120.0
<i>M. triangularis</i>	144.1	195.0**	253.6**	190.0**	170.7+
<i>C. sanguinolentus</i>	149.1	195.9	265.0**	233.3**	232.9**
<i>S. biserialis</i>	130.7	175.9*	205.5**	197.0**	235.3**
<i>M. speciosa</i>	170.0+	221.8**	215.0*	255.0**	242.9**

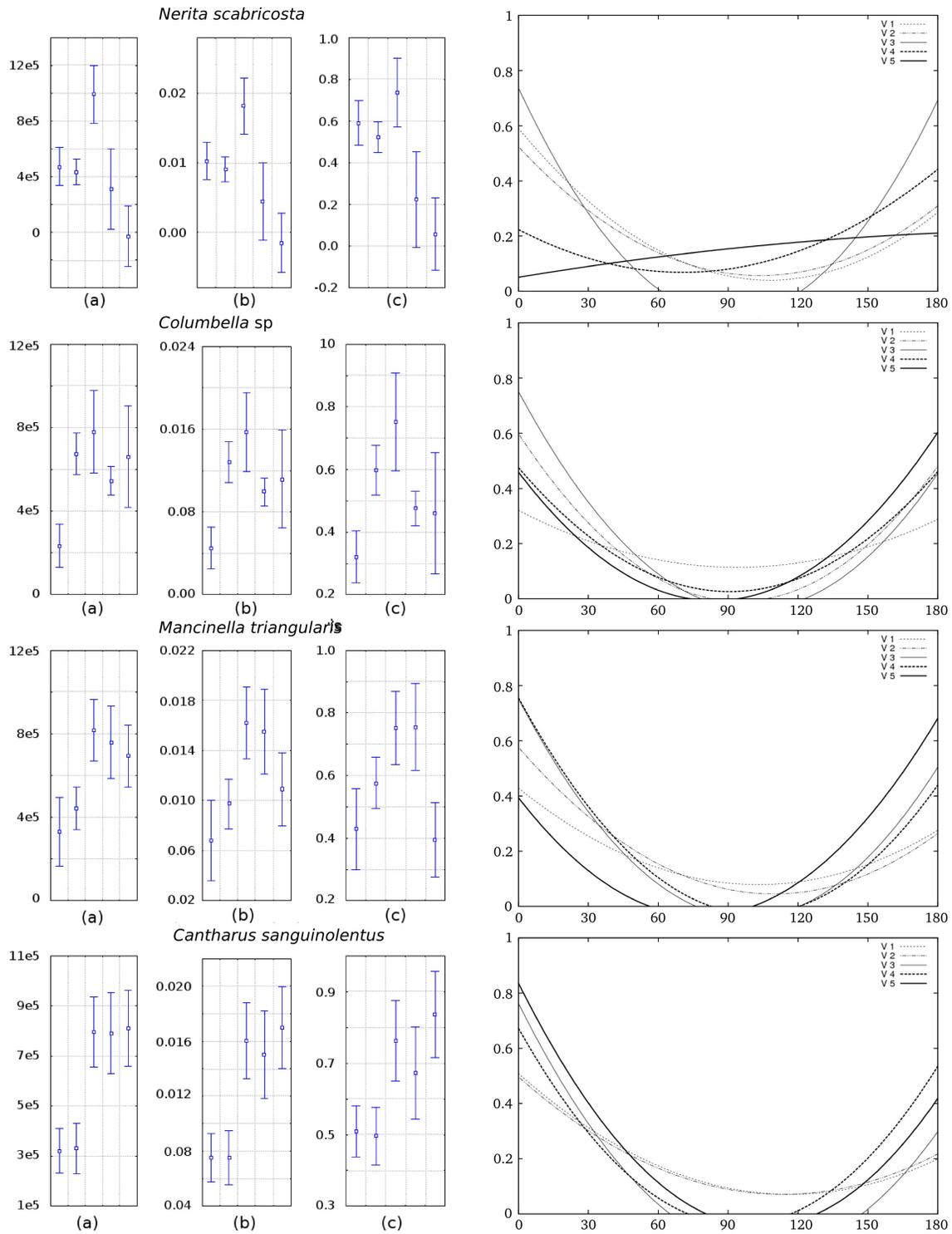
La velocidad se reporta en m/s (+p < 0.05, *p < 0.01, **p < 0.001).

Tabla 10. Distribución de los datos angulares: magnitud (r), dirección del vector promedio (μ) y tamaño de la muestra (n)

<i>N. scabricosta</i>						<i>Columbella sp</i>					
	v0	v1	v2	v3	v4		v0	v1	v2	v3	v4
<i>n</i>	30	23	7	7	7	<i>n</i>	29	18	24	16	4
μ	1.93°	0.34°	17.67°	8.53°	130°	μ	162°	8.46°	8.82°	2.71°	3.31°
<i>r</i>	0.39	0.66	0.43	0.33	0.02	<i>r</i>	0.15	0.45	0.65	0.68	0.74

<i>M. triangularis</i>						<i>S. biserialis</i>					
	v0	v1	v2	v3	v4		v0	v1	v2	v3	v4
<i>n</i>	23	36	44	36	14	<i>n</i>	14	29	31	20	17
μ	31.99°	3.99°	3.92°	175.9°	179.5°	μ	4.77°	5.84°	365°	176.2°	171.7°
<i>r</i>	0.26	0.45	0.68	0.63	0.45	<i>r</i>	0.42	0.44	0.58	0.57	0.78

<i>C. sanguinolentus</i>						<i>M. speciosa</i>					
	v0	v1	v2	v3	v4		v0	v1	v2	v3	v4
<i>n</i>	34	51	72	54	28	<i>n</i>	12	11	8	24	14
μ	179.1°	5.46°	1.19°	177.7°	7.16°	μ	161.1°	175.1°	176°	3.26°	180°
<i>r</i>	0.23	0.39	0.78	0.73	0.75	<i>r</i>	0.61	0.41	0.92	0.87	0.84



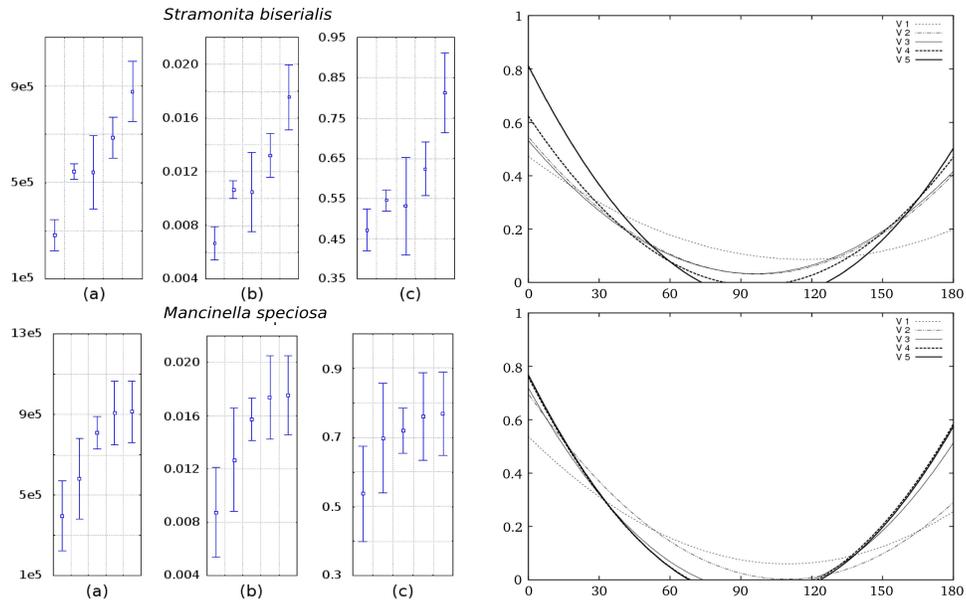


Figura 12. Representación gráfica de los parámetros del modelo que describe la distribución de los ángulos en los que se orientan los organismos. En la columna del lado izquierdo se presentan los parámetros (a), (b) y (c) de la ecuación polinomial de segundo grado (ax^2+bx+c), estimados para el modelo y su desviación estándar: de izquierda a derecha la cinco barras representan las categorías de velocidad: v_0 , v_1 , v_2 , v_3 , y v_4 . Las curvas correspondientes a los parámetros del modelo se muestran del lado derecho.

7.4 ANÁLISIS DE VELOCIMETRÍA DE IMÁGENES DE PARTÍCULAS (PIV)

A través de un análisis PIV en un túnel de viento se estudió la transición del flujo alrededor de las conchas de dos moluscos, *Nerita scabricosta* y *Mancinella speciosa*, en cuatro posiciones (Dorsal, Lateral-1 Lateral-2 y Dorsal; Fig. 3). El objetivo del PIV fue obtener un campo de velocidades, a partir del cual se pudiese estimar la distribución de la presión, y con ambos elementos analizar la pérdida de momento, atribuible, en un caso como éste, a la fuerza del arrastre (F_D). Con esta variable cuantitativa (o su forma adimensional C_D) es posible hacer una comparación entre las conchas, en distintas velocidades y posiciones, para discutir las ventajas que podría tener un cangrejo al ocupar una o la otra,

en cada zona del gradiente intermareal, así como adoptar una posición determinada respecto al oleaje.

En esta sección se muestran los resultados más importantes del PIV. En primer lugar, se presentan los campos de vectores de velocidad para diferentes arreglos, con la magnitud de los vectores en una escala de color. En seguida, se muestran algunos campos típicos de la distribución de la presión alrededor de las conchas. Finalmente, se muestran las curvas de C_D en función del número de Reynolds, para los ocho casos (dos conchas: *Nerita* y *Mancinella*, cuatro posiciones respecto al flujo).

7.4.1 Magnitud de los vectores de velocidad

Los campos vectoriales de velocidad representan el movimiento del fluido. En esta sección se presentan algunos campos vectoriales de velocidad con la magnitud de los vectores representada, convenientemente, en una escala de color, con el fin de examinar los patrones que forma el fluido al rodear a cada concha (Figs. 13-16). Cada figura comprende una serie de campos de velocidad en orden creciente de números de Reynolds. Con fines comparativos se conservó en todas las figuras una misma escala de magnitud de la velocidad el aire (1-10m/s). Además, podemos comparar los campos de una serie y otra, por similitud dinámica, números de Reynolds similares. En todas las figuras, el flujo recorre la hoja de izquierda a derecha.

El intervalo de Reynolds en que llevamos a cabo los experimentos en el túnel de viento comprende aproximadamente de 6600 hasta 40000. El intervalo de Reynolds en que llevamos a cabo las mediciones en campo recorre de 1,425 a 21,375 Re. La intersección entre estos dos intervalos, equivale a un intervalo de velocidades del agua de mar de 0.4 a 1.5 m/s respecto a un cangrejo con una concha de de 1.5 cm de altura; esto es, no incluye a todas las categorías de velocidad en que se midió la orientación en el campo, sin embargo incluye una parte importante.

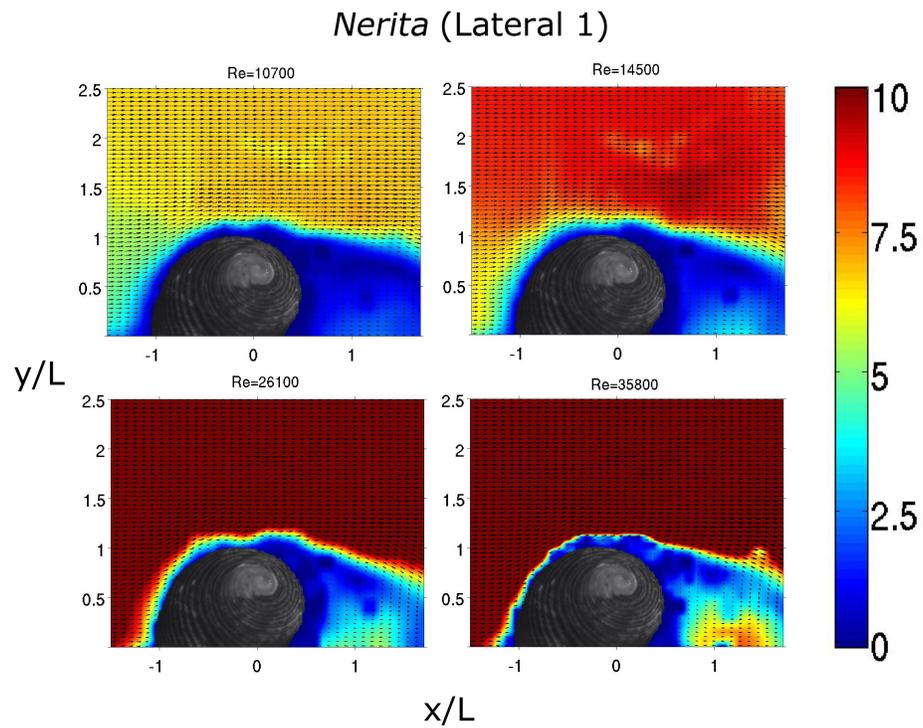
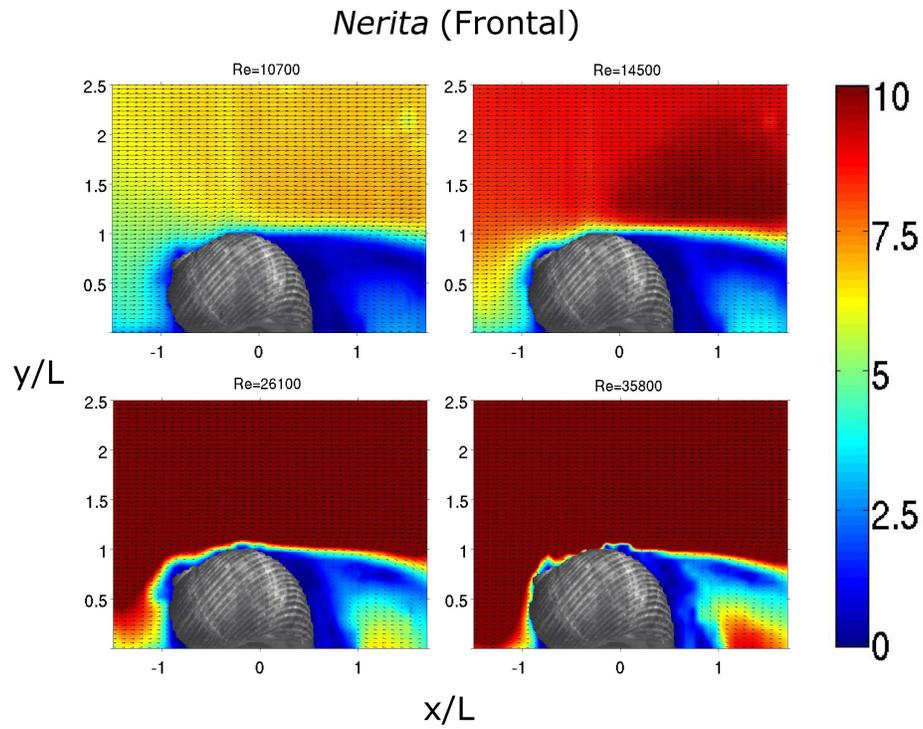


Figura 13. Campos de velocidad alrededor de Nerita scabricosta, posiciones Frontal y Lateral 1. En escala de color se presenta la magnitud de los vectores de velocidad, en unidades de metros sobre segundo. Los ejes x y y adimensionalizados con la altura de la concha (L), de tal forma que el punto $(0,1)$ es la parte más alta de la concha.

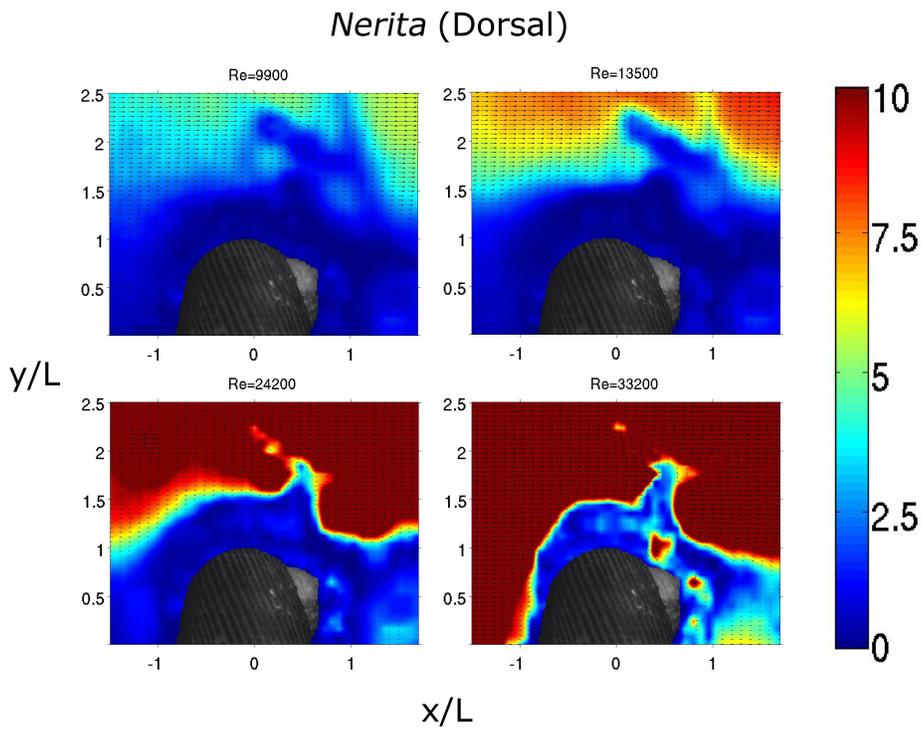
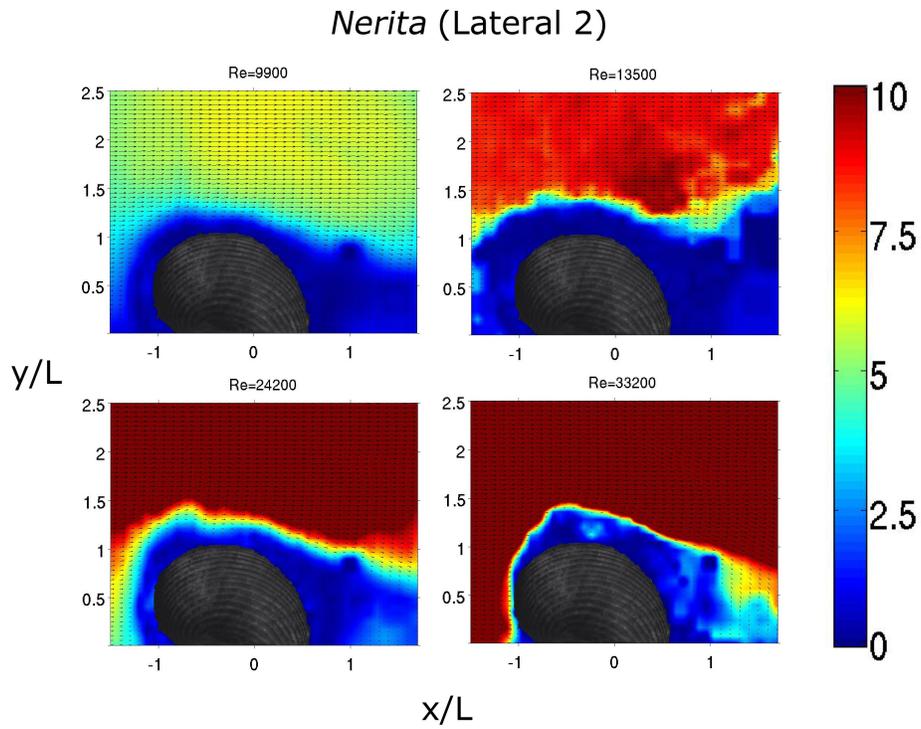
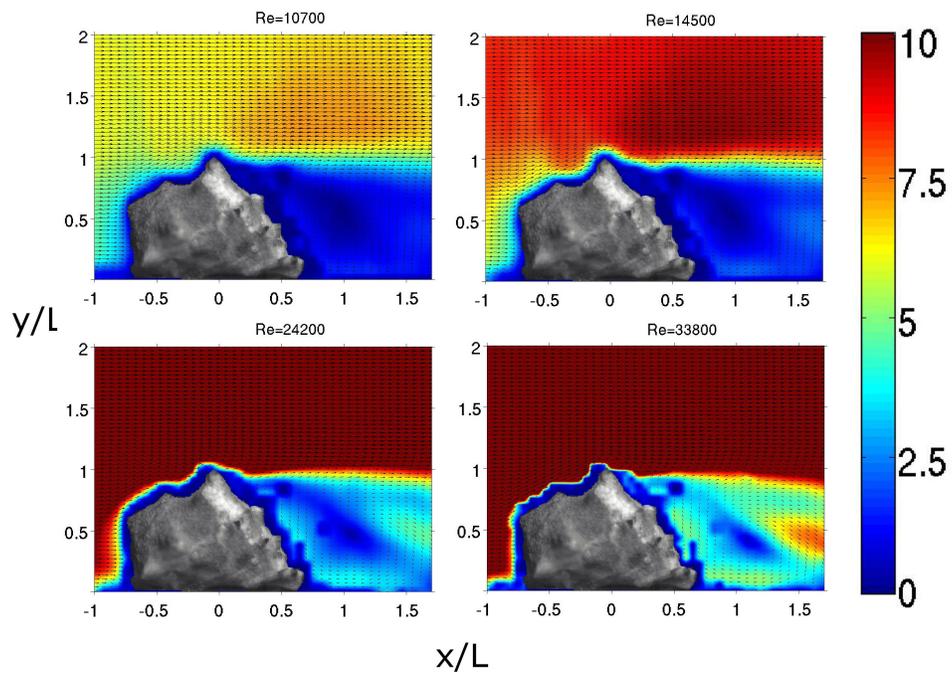


Figura 14. Campos de velocidad alrededor de *Nerita scabricosta*, posiciones Lateral-2 y Dorsal. En escala de color se presenta la magnitud de los vectores de velocidad, en unidades de metros sobre segundo. Los ejes x y y adimensionalizados con la altura de la concha (L), de tal forma que el punto $(0,1)$ es la parte más alta de la concha.

Mancinella (Frontal)



Mancinella (Dorsal)

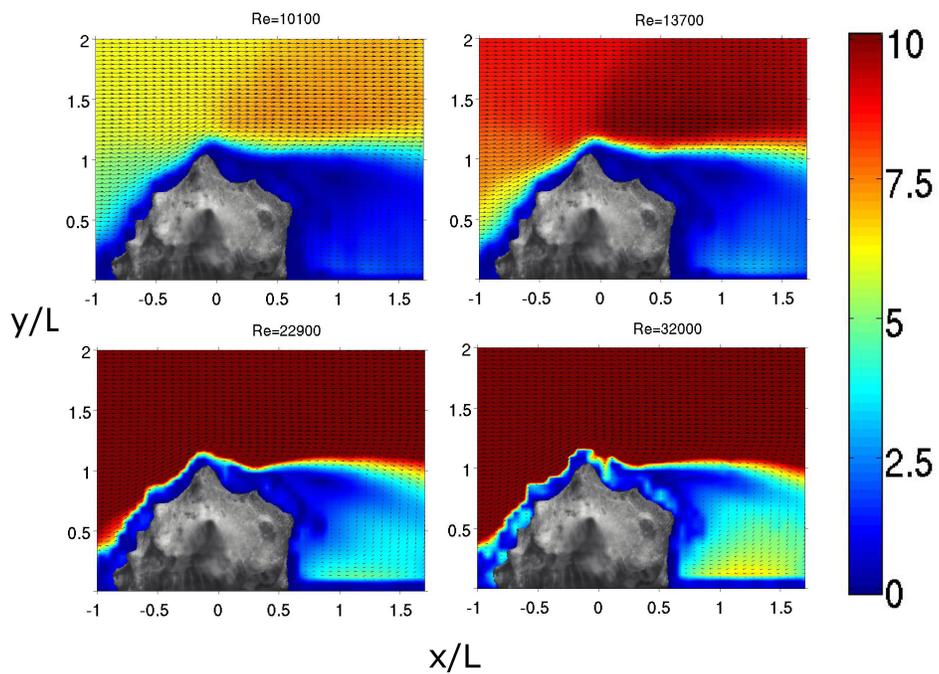
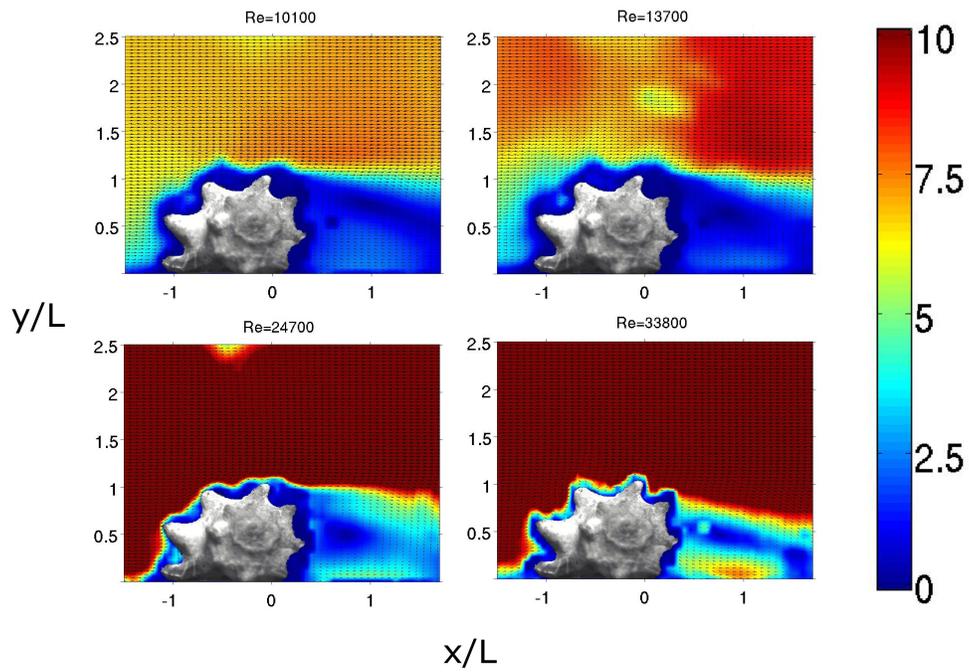


Figura 15. Campos de velocidad alrededor de *Mancinella*, posiciones Frontal y Dorsal. En escala de color se presenta la magnitud de los vectores de velocidad, en unidades de metros sobre segundo. Los ejes x y y adimensionalizados con la altura de la concha (L), de tal forma que el punto $(0,1)$ es la parte más alta de la concha.

Mancinella (Lateral 1)



Mancinella (Lateral 2)

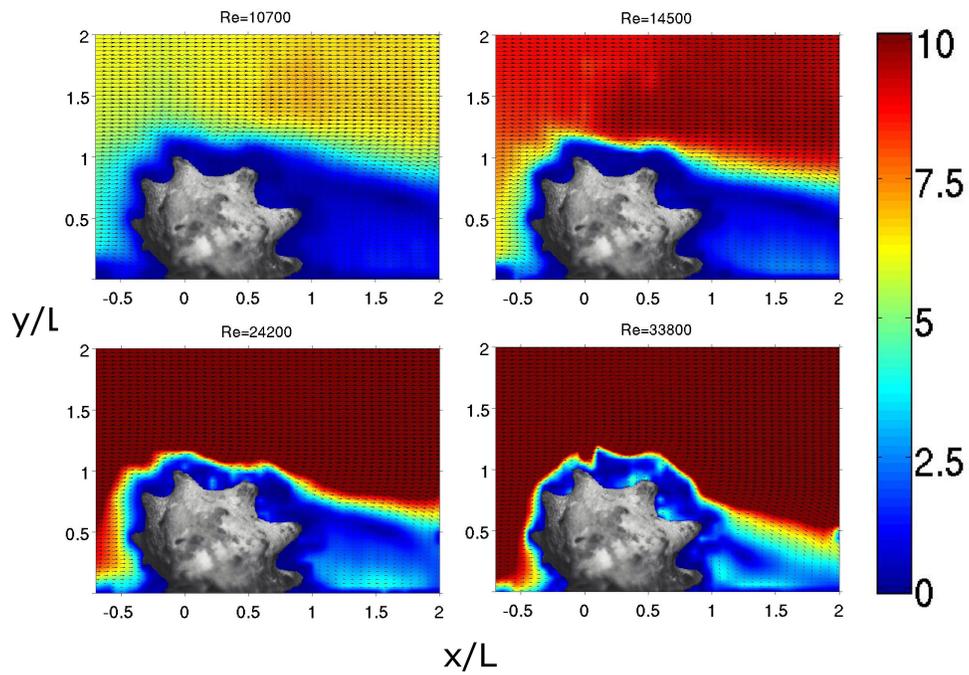


Figura 16. Campos de velocidad alrededor de en *Mancinella*, posiciones Lateral-1 y Lateral-2. En escala de color se presenta la magnitud de los vectores de velocidad, en unidades de metros sobre segundo. Los ejes x y y adimensionalizados con la altura de la concha (L), de tal forma que el punto $(0,1)$ es la parte más alta de la concha.

Los campos vectoriales de *Nerita* en la posición Frontal y en la posición Lateral-1 (Figs. 13a y 13b, respectivamente), presentan un comportamiento similar conforme aumenta el régimen de flujo (número de Reynolds). En el primer caso (Re 10700) se aprecia una zona de estancamiento del flujo provocada por el choque de flujo con la cara frontal de la concha. En la superficie de la concha, se forma una capa límite, *i.e.* la región donde el flujo es perturbado por el contacto con el sólido. En el momento en que el fluido dentro de la capa límite alcanza el reposo y el fluido en las capas adyacentes se separa, se forma una zona de baja velocidad y presión aguas abajo, llamada estela.

En los siguientes casos (Re>10700) se aprecia la disminución del tamaño de la zona de estancamiento aguas arriba y una disminución, menos abrupta, de la estela aguas abajo. En el régimen más alto (Re 35800), la capa límite se vuelve muy irregular y dentro de la estela, se observa cierta aceleración del fluido. *Nerita* en posición Lateral-2 (Fig. 14a) presenta una capa límite muy grande desde el régimen más bajo (Re 9900), pero a su vez presenta la estela más pequeña entre todas las posiciones que se estudiaron para esta concha. En el régimen más alto (Re 33 200) de *Nerita* en posición Dorsal (Fig. 14b) se observa la capa límite más pegada al contorno de la concha y una estela definida y con cierta aceleración presente. Cabe mencionar que cuanto mayor sea el tamaño de la estela, tanto mayor resultará el arrastre debido a la presión. Nótese que para este caso el tamaño de la estela no cambia de manera significativa conforme el Reynolds aumenta.

En el caso de *Mancinella* para las posiciones Frontal y Dorsal (Figs. 15a y 15b, respectivamente), la zona de estancamiento al chocar con la concha es mínima, en contraste con las posiciones Lateral-1 y Lateral-2 (Figs. 16a y 16b, respectivamente) donde hay una zona de estancamiento entre cada par de espinas. La capa límite en todos los casos se hace más irregular en los regímenes más altos (32000 y 33800 Re). El tamaño de la estela disminuye conforme aumenta el régimen de flujo, pero en los regímenes más altos, mientras que en la posición Frontal y Dorsal la estela disminuye en tamaño solo un poco, en las posiciones Lateral-1 y Lateral-2 disminuye drásticamente.

7.4.2. Campos típicos de presión.

Además de la magnitud de la velocidad, el gradiente de presión fue considerado para estimar la pérdida de momento del flujo en su transición interrumpida por una concha. La pérdida de momento se atribuye a la fuerza de arrastre que se genera alrededor de la concha (Figs. 17-18).

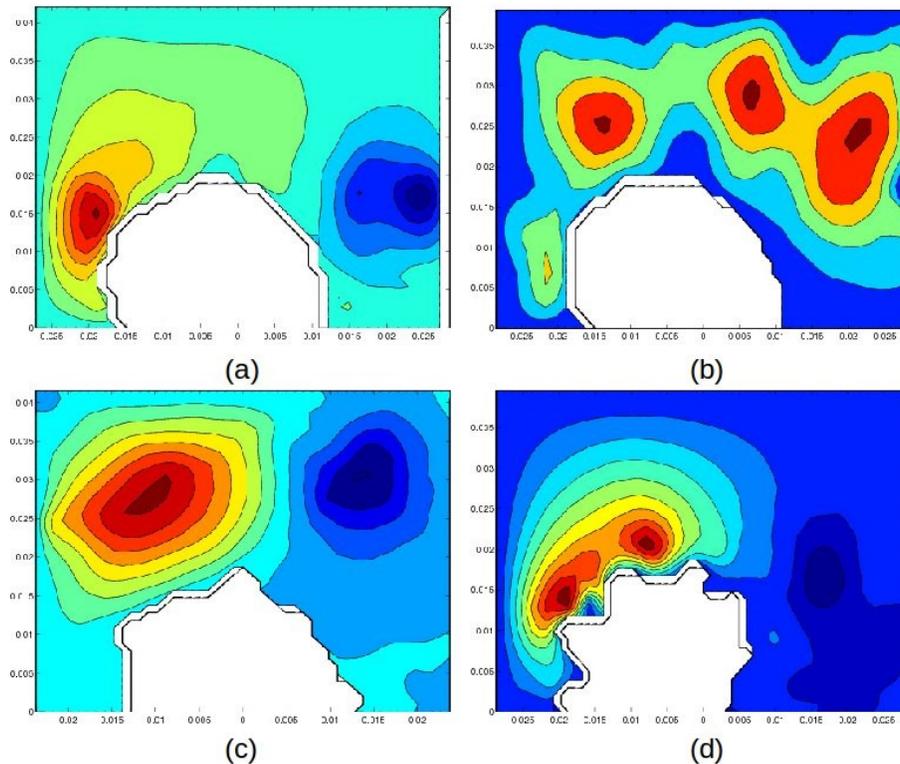


Figura 17. Campos de presión $2000 < Re < 4000$. (a) *Nerita* Frontal se aprecia un lóbulo de alta presión en la parte anterior de la concha y un lóbulo de presión baja en la parte posterior; (b) *Nerita* Lateral-2, se aprecian regiones de alta presión alrededor de la concha, posiblemente vórtices en desprendimiento; (c) *Mancinella* Frontal, el lóbulo de presión alta se forma sólo arriba del ápice en la cara anterior; (d) *Mancinella* Lateral2, se forman regiones de alta presión entre los adornos de la concha.

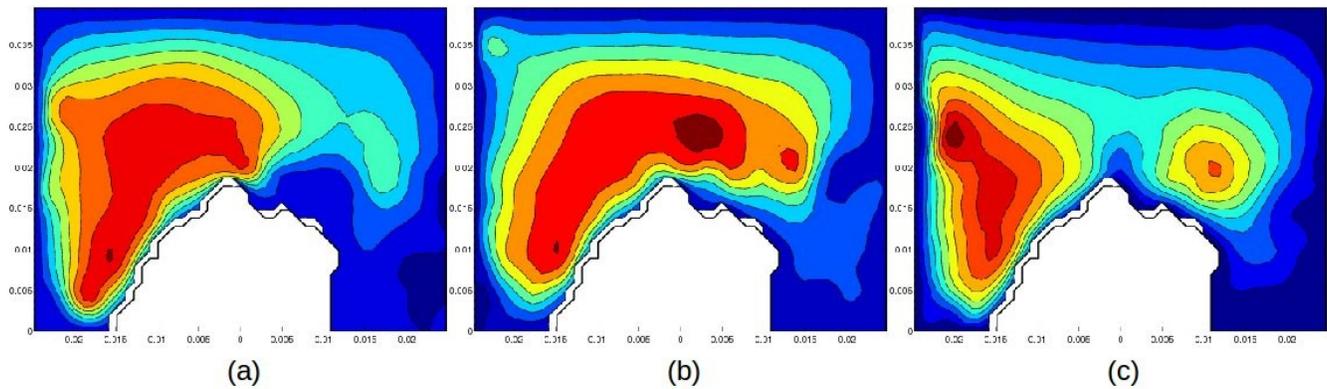


Figura 18. Seguimiento del desprendimiento de vórtice en *Mancinella* Dorsal (serie temporal; Re 1500). (a) $t=1$ Región de alta presión en la cara que enfrenta al flujo; (b) $t=2$ La región se extiende al otro lado de la concha, el punto con mayor presión se observa sobre la corona de espinas; (c) $t=3$ La región de alta presión se divide en dos, una se retrae a la izquierda, la región más pequeña, del lado derecho corresponde al desprendimiento de un vórtice.

El campo de presión nos permite identificar ciertos patrones de flujo asociados con la pérdida de momento del flujo y por lo tanto con el arrastre generado alrededor de la concha. Mientras la presión crece en la parte que encara al flujo, se forma un lóbulo de baja presión en el lado opuesto (Figs. 17 a, c y d). Cuanto mayor sea esta diferencia de presión, mayor será la fuerza de arrastre. El desprendimiento de un vórtice reduce la diferencia de presión entre la cara que enfrenta al flujo y la cara opuesta (Fig. 17b y Fig. 18). En el caso de *Mancinella* en su posición Dorsal, la formación de vórtices está vinculada a los adornos de esta concha. La geometría de estos adornos y su disposición espacial pueden permitir el desprendimiento de éstos vórtices. En el caso de *Nerita* en posición Lateral-2 también hay formación y desprendimiento de vórtices, posiblemente vinculado con el ápice de ésta concha, que en la posición referida, se encuentra a un costado.

7.4.3 Coeficiente de Arrastre en función del Número de Reynolds.

A través de la estimación de pérdida de momento, calculado a partir de los gradientes de presión y de velocidad, se calculó una fuerza de arrastre, misma que se adimensionalizó y se muestra como función del número de Reynolds. En esta sección, primero se presentan las curvas de C_D para cada concha (Fig. 20), y en seguida las comparaciones pertinentes entre las dos conchas (Fig. 21). El criterio para comparar dos posiciones, fue el mismo criterio que se usó al medir la orientación de las conchas en el campo, *i.e.* tomando en cuenta el ángulo que hace el eje más largo de la concha con la dirección del flujo. Las comparaciones se muestran esquemáticamente en la figura 19.

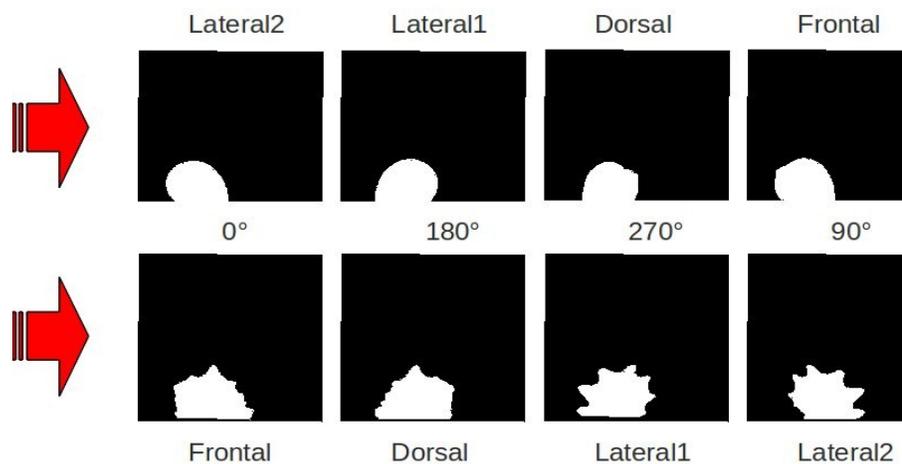


Figura 19. Criterio de comparación. Con el mismo criterio que se usó al medir la orientación de las conchas, *i.e.* tomando en cuenta el ángulo que hace el eje más largo con la dirección del flujo, se compararon las curvas de C_D vs Re entre las dos conchas.

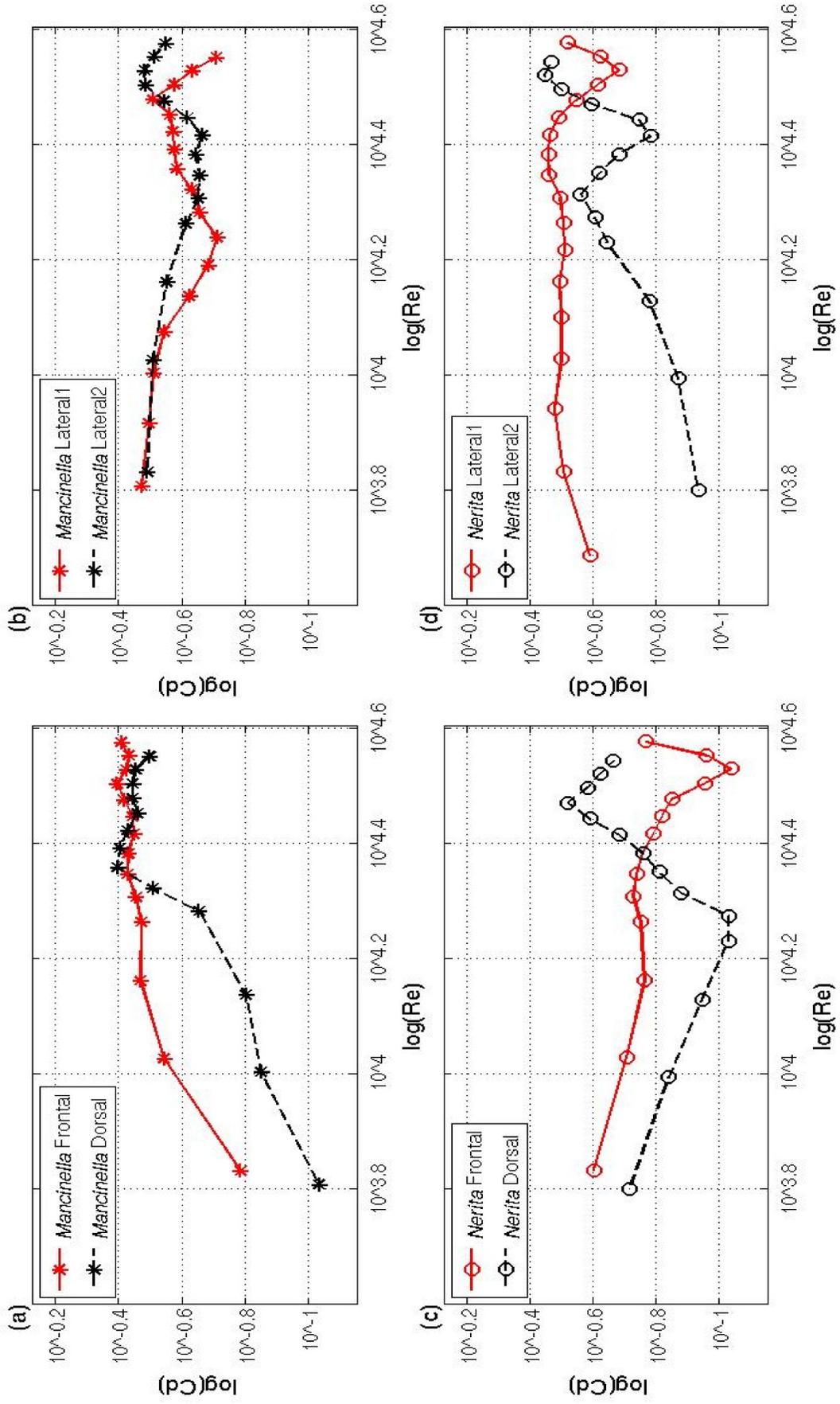


Figura 20. Coeficiente de arrastre (C_d) en función del número de Reynolds (Re): *Mancinella speciosa* en cuatro posiciones (a y b), *Nerita scabriflora* en cuatro posiciones (c y d). Las escalas son logarítmicas.

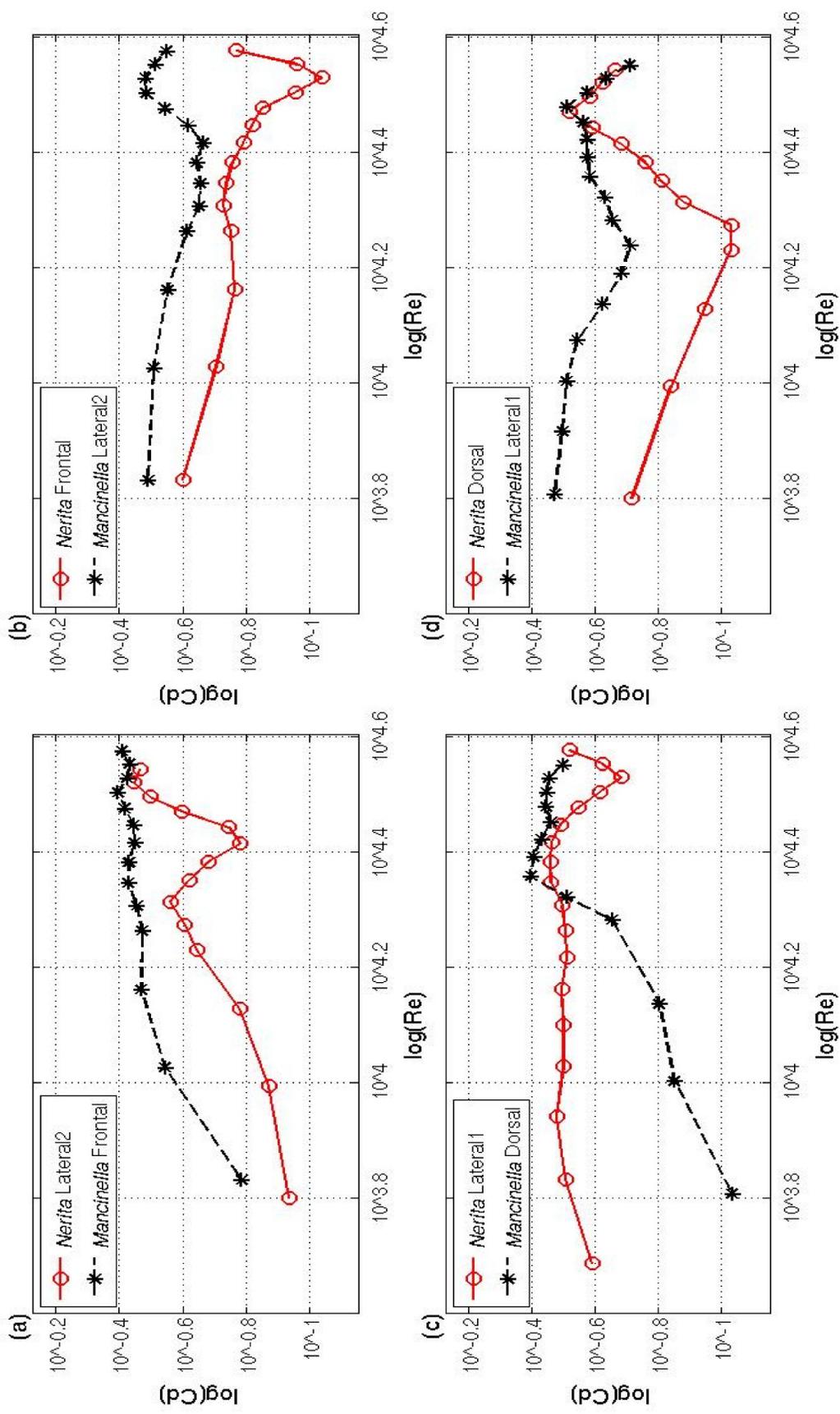


Figura 21. Coeficiente de arrastre (Cd) en función del número de Reynolds (Re): *Mancinella speciosa* y *Nerita scabriscosta* se comparan en cuatro posiciones: a) 0° b) 90° c) 180° y d) 270°. Las escalas son logarítmicas.

En el caso de *Mancinella speciosa* en las posiciones Frontal y Dorsal (Fig. 20a) se aprecia un comportamiento similar entre las curvas. Los valores de C_D en la posición Dorsal están por debajo de los valores en la posición Frontal; en Re 6600 posición Dorsal es tan bajo como $C_D = 0.9$ mientras que en Frontal, $C_D = 0.16$. Las curvas tienen una pendiente positiva, una más pronunciada que la otra hasta Re 22000, a partir del cual la pendiente se acerca a cero y los valores de ambas curvas oscilan poco alrededor de $C_D = 0.35$.

En la misma concha, las curvas de las posiciones Lateral-1 y Lateral-2 (Fig. 20b) tienen un comportamiento similar entre sí. En Re 6600, ambas tienen un $C_D = 0.33$. Los valores de ambas curvas decrecen, primero en la curva correspondiente a la posición Lateral-1 (Re 17400, $C_D = 0.19$) y después Lateral-2 (Re 20300, $C_D = 0.22$). Finalmente las pendientes de ambas curvas crecen hasta alcanzar los valores iniciales. En ninguna de estas posiciones el C_D llega a ser tan bajo como en las posiciones Frontal y Dorsal.

En el caso de *Nerita scabricosta* en su posición Frontal, en un Re 6600 se observa un $C_D = 0.25$. Los valores de C_D decrecen lentamente, conforme aumenta el régimen de flujo, hasta alcanzar un valor que se mantiene relativamente constante alrededor de $C_D = 0.17$ ($14500 < Re < 24200$). Después de esta meseta, los valores decrecen abruptamente hasta llegar a $C_D = 0.09$ en Re 34000. En el caso de *Nerita* en posición Dorsal, en un Re 6600 se observa un valor un poco menor, $C_D = 0.19$. La curva alcanza un valor de $C_D = 0.09$ en Re 17000, después de lo cual los valores alcanzan $C_D = 0.30$ en Re 29500 (Fig. 20c).

Los valores del coeficiente de arrastre para *Nerita scabricosta* en posición Lateral-1, son estables y relativamente altos. El valor del C_D se mantiene estable ($C_D = 0.32-0.34$; Re 6600-28000), después de lo cual decrece hasta $C_D = 0.20$ (Re, 34000). En posición Lateral-2, Re 6600, el valor del $C_D = 0.11$ crece hasta alcanzar un valor $C_D = 0.27$ en Re 20000, después de lo cual hay un descenso hasta $C_D = 0.16$ en Re 26000 y finalmente un valor máximo de $C_D = 0.35$ en Re 33000 (Fig. 20d).

Es importante notar que el coeficiente de arrastre de *Mancinella* en posiciones Dorsal y Frontal es menor que en posición Lateral-1 y Lateral-2, en el intervalo de $6600 < Re < 10000$ de las mediciones en el túnel de viento, que equivale al intervalo de velocidades en campo de 0.4 a 0.6 m/s, para un

organismo promedio de 0.15 m. Mientras que *Nerita* en posición Lateral-1 tiene el coeficiente más bajo en $Re < 10000$, y en en posición Dorsal cuando $Re > 10000$. Al comparar entre las dos conchas es importante destacar que la curva de arrastre de *Mancinella* en posición Dorsal se mantienen debajo de la curvas de *Nerita* Lateral-2 para $Re < 20000$ y debajo de la curva de *Nerita* Dorsal para $Re < 10000$.

7.4.4 Intensidad de la Turbulencia.

El grado de turbulencia provocado por la concha, respecto a la corriente libre del flujo, es un parámetro importante vinculado con el desprendimiento de vorticidad y con la inestabilidad de la capa límite que se observa previo al acortamiento de la estela de velocidad. Estos fenómenos influyen a su vez en la fuerza de arrastre alrededor de las conchas. La turbulencia se forma en el caso de *Nerita scabricosta* principalmente en la superficie que enfrenta al flujo y en la parte superior de la concha (Fig. 22a y b). En el caso de *Mancinella speciosa*, una estela de turbulencia se desprende de los adornos de la concha (Fig. 22c y d). La intensidad de la turbulencia promedio, en todo el campo oscila en función del número de Reynolds (Fig. 23). Los valores más altos de Intensidad de la turbulencia se presentan en el caso de *Nerita* en su posición Dorsal.

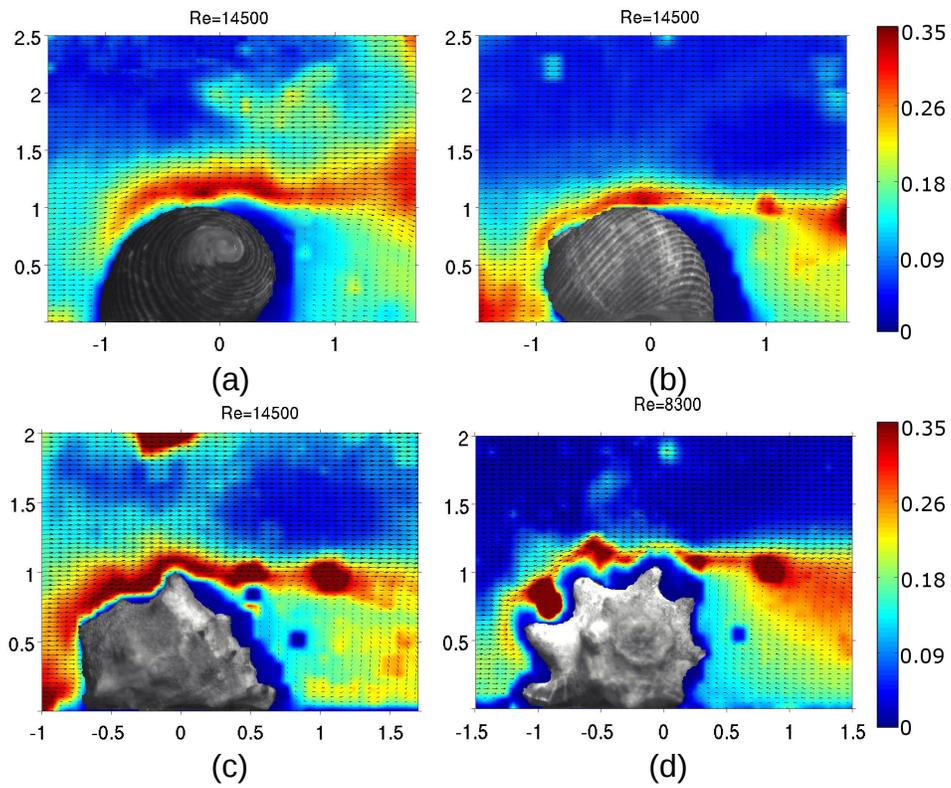


Figura 22. Intensidad de la turbulencia. (a) *Nerita* Lateral-1 (b) *Nerita* Lateral-2; (c) *Mancinella* Frontal (d) *Mancinella* Lateral-1. La magnitud de la turbulencia se muestra en una escala de colores (e.g. el mayor grado de turbulencia, 35%, se muestra en rojo oscuro).

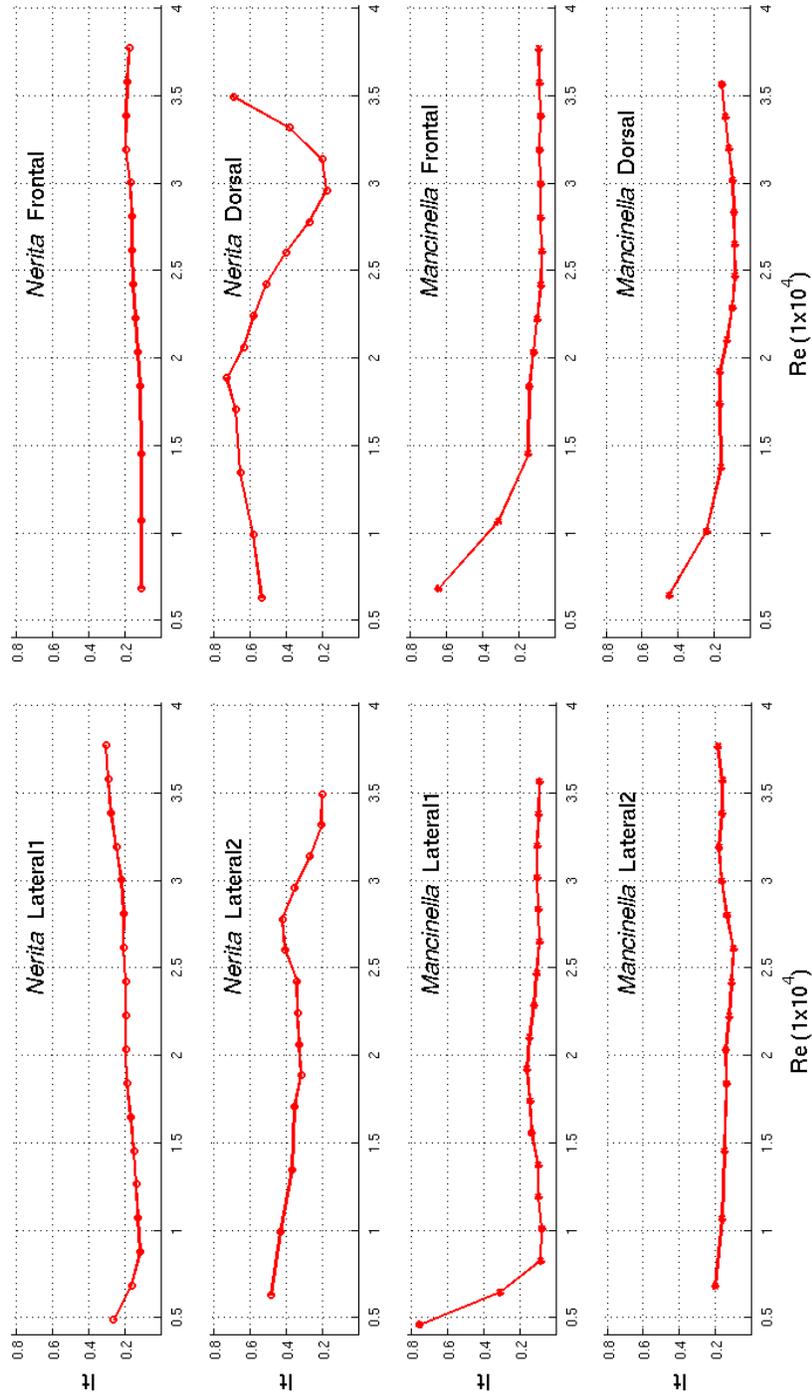


Figura 23. Intensidad de la turbulencia promedio para los campos de velocidad.

8. DISCUSIÓN

La ocupación de conchas de gasterópodo por el ermitaño *C. californiensis* no es homogénea a lo largo de un gradiente de velocidad. Las mediciones en el campo demuestran que las conchas que ocupan estos ermitaños están alineadas con la dirección del flujo y que esta tendencia es más estricta conforme aumenta la velocidad. Los experimentos en el túnel de viento demuestran que las posiciones que adquieren los ermitaños cuando ocupan *N. scabricosta* y *M. speciosa* son aquellas que generan menor arrastre. Además los valores del coeficiente de arrastre (C_D) de *M. speciosa* en posición Dorsal son más bajos que los de *N. scabricosta* en cualquier posición, lo cual sugiere una explicación adaptativa de la ocupación diferencial de estas dos conchas. En otras palabras, un cangrejo que ocupa *M. speciosa* puede adoptar una posición que minimiza su arrastre, adquiriendo ventaja sobre un cangrejo que ocupa *N. scabricosta*.

8.1 DISTRIBUCIÓN

El cangrejo ermitaño *C. californiensis* en la zona intermareal rocosa de Playa Troncones, Guerrero, exhibe un patrón de ocupación de conchas que depende de la velocidad del flujo (Fig. 10). En canales con baja influencia o sin influencia del oleaje encontramos con mayor frecuencia cangrejos ocupando *N. scabricosta* y *Columbella* sp.; mientras que en los canales donde se registran las mayores velocidades encontramos en mayor proporción cangrejos en conchas de *M. speciosa*. Mientras tanto, la mayoría de los cangrejos que ocupan *S. biserialis*, *C. sanguinolentus* y *M. triangularis* habitan en canales donde las velocidades del agua son intermedias. La ocupación de los cangrejos ermitaños en este estudio concuerda con la reportada en un estudio previo, donde *S. biserialis*, *C. sanguinolentus* y *M. triangularis* son conchas ocupadas con más frecuencia en la zona expuesta (donde la velocidad del flujo es de 0.22-1.78 m/s), mientras que en la zona protegida (sin flujo) *N. scabricosta* y *Columbella* sp. son las conchas más comunes (Arce y Alcaraz, 2011).

Muchos son los factores que influyen en la distribución de los organismos en la franja intermareal. La exposición al aire, la temperatura y el tipo de sustrato han explicado la distribución de muchos habitantes del litoral (Wieser, 1959; Connell 1972; Dayton y Oliver, 1980; Somero, 2002). Sin embargo, los canales considerados en este estudio estuvieron inmersos durante la marea más baja, la temperatura no varió significativamente y el sustrato en todos los canales estuvo compuesto por roca volcánica. Por otro lado, la profundidad de la columna de agua, la frecuencia del oleaje y la velocidad del flujo difirieron entre los sitios.

El estrés provocado por el oleaje y la depredación han sido considerados los factores más determinantes en la distribución y abundancia de poblaciones en la zona intermareal. En particular, se ha sugerido que los patrones de ocupación de conchas de los cangrejos ermitaños son reflejo de una interacción compleja entre estos dos factores (Bertness, 1980). Uno de los principales patrones de ocupación reportados frecuentemente se refiere al peso de la concha ocupada. Los cangrejos usan conchas significativamente más pesadas en condiciones más extremas de flujo tanto en el intermareal (Hahn, 1998; Argüelles *et al.*, 2009; Arce y Alcaraz, 2011) como bajo condiciones experimentales (Hahn, 1998). Ocupar una concha más pesada tiene costos asociados con la dificultad de locomoción y beneficios vinculados con la protección que ofrece. Dado que se requiere más fuerza para mover objetos más masivos, una concha más pesada puede reducir el riesgo de desalojo. Además, una concha más densa es menos vulnerable a la fractura por parte de un depredador (Avery y Etter, 2006). Al mismo tiempo, cargar una concha más pesada puede significar un mayor costo energético de locomoción.

Otros autores han reportado una ocupación diferencial de las conchas en diferentes condiciones de flujo en la zona intermareal y han concluido que la forma de la concha que ocupa un cangrejo afecta su distribución en el campo. El cangrejo ermitaño *Clibanarius antillensis* ocupa conchas que, con base en su morfología, pueden ser agrupadas en cuatro categorías: turriculadas, neritiformes, turbinadas y cónicas. Las conchas turriculadas y neritiformes son ocupadas con más frecuencia en zonas con baja influencia del oleaje (Argüelles *et al.*, 2009), lo cual concuerda con los resultados de este estudio. Al igual que en nuestro estudio, las especies agrupadas como cónicas son más frecuentes en sitios con mayor influencia del oleaje, incluyendo en este caso representantes de los géneros *Columbella*, *Cantharus*, *Stramonita* y *Mancinella* (Argüelles *et al.*, 2009). Asimismo, los ermitaños *Calcinus elegans* y *Calcinus latens* exhiben un patrón similar; estos organismos ocupan conchas como *Serpulorbis variabilis* (vermiforme variable), *Cyprea caputserpentis* (globosa), y *Nerita picea* (neritiforme) en las pozas de marea, por definición aisladas del flujo. En contraste, en la zona submareal, los cangrejos ocupan *Nassarius papillosus* y *Cymatium nicobaricum*, conchas cónicas de espiral alta, en las que, bajo condiciones experimentales, son más resistentes al desalojo (Bach y Hazlett, 2009). La distribución de *C. californiensis* concuerda bien con este patrón morfológico. Nótese que *Columbella mercatoria* en la distribución reportada por Argüelles *et al.* (2009) y *Columbella* sp. en el presente estudio son más frecuentes en regímenes opuestos. Sin embargo, *C. mercatoria* es una concha que siendo del mismo tamaño llega a ser hasta cuatro veces más pesada que *Columbella* sp. (Argüelles *et al.*, 2009; Arce y Alcaraz 2011). Cabe mencionar que la ocupación de las conchas de

acuerdo a su forma ha sido vinculada con un mayor peso y menor área expuesta al flujo en las condiciones más desafiantes de oleaje (Hahn, 1998; Argüelles *et al.*, 2009). En nuestro estudio el área expuesta es una función de la orientación de los organismos.

8.2 ORIENTACIÓN

Aunque sólo para *N. scabricosta*, *Columbella* sp. y *M. speciosa* hay evidencia estadística de su orientación respecto al flujo (Tabla 9), las curvas polinomiales con que se modela la distribución de los ángulos en que se orientan los organismos muestran una clara tendencia de éstos a posicionarse en 0° y 180° en todas las conchas, aún en ausencia de flujo (Fig. 12). Este resultado es contrario a lo esperado si la conducta depende únicamente del flujo, a menos de que existan corrientes pequeñas en los canales clasificados con flujo nulo no detectadas por el equipo con el cuál se midió la velocidad, pero relevantes en la respuesta de orientación del cangrejo. No obstante, también es posible que la orientación no dependa exclusivamente de la velocidad del flujo. Una explicación alternativa de la tendencia observada es que las conchas se encuentran orientadas como resultado de la locomoción de los cangrejos. El desplazamiento de los ermitaños está asociado con el ciclo de mareas (Snyder-Conn, 1980; Gherardi y Vannini, 1989); los cangrejos están generalmente inactivos y agrupados o en refugios durante las mareas más altas y más bajas, y presentan mayor actividad durante la salida y entrada de la marea, cuando se dispersan en las áreas de forrajeo. La comida es determinante en el desplazamiento ya que la movilidad incrementa la eficiencia en el forrajeo (Hazlett, 1983). Otros factores contribuyen en las respuestas de agregación y dispersión de los ermitaños, *e.g.* las sustancias liberadas por un molusco en putrefacción suscitan la congregación de ermitaños al sitio de depredación, donde es posible obtener una concha nueva (Rittschof, 1980). Durante su movimiento, la concha de un cangrejo sigue la misma dirección del movimiento, por ejemplo, los cangrejos al ocupar *N. scabricosta* caminan de tal forma que el eje más largo de la concha queda alineado con la dirección del movimiento (observación personal). Considerando que este estudio se llevó a cabo en los periodos de mayor actividad, la orientación observada podría ser resultado del movimiento de los cangrejos en la dirección de la marea. Ahora, las trayectorias con que se mueven los ermitaños no son una línea recta; un ermitaño en forrajeo avanza cambiando de dirección varias veces, abarcando la mayor área posible (Gherardi y Vannini, 1989). Sin embargo, considerando que en este estudio las mediciones se llevaron a cabo en canales donde las señales que provocan la locomoción vienen de una sola dirección, fue más probable encontrar a los cangrejos moviéndose en dirección del canal.

En presencia de flujo, los resultados demuestran que el eje más largo de las conchas que cargan los cangrejos está alineado con la dirección del flujo (Tabla 9) y que conforme aumenta la velocidad ésta tendencia es más pronunciada (Fig. 12). En otras palabras, es más probable encontrar a los cangrejos orientados respecto a la dirección principal del flujo, en velocidades altas del flujo. Esto podría significar dos cosas: 1) las conchas están siendo alineadas con la dirección del flujo, por efecto directo de las fuerzas hidrodinámicas o 2) la alineación es una conducta estratégica, más frecuente conforme aumenta la velocidad del flujo.

Existen muchos ejemplos de organismos que cambian su orientación en respuesta a un flujo. La galleta de mar del Pacífico (*Dendraster excentricus*) inclina su cuerpo de forma tal que maximiza la fuerza de sustentación, lo que resulta en la curvatura de la trayectoria del fluido, que lleva un mayor número partículas a la superficie oral, incrementando su eficiencia de alimentación (O'Neill, 1978). La orientación o el movimiento hacia o en contra de la corriente (reotaxis), es una conducta ampliamente distribuida en los peces: algunos se alinean con la corriente para contrarrestar el arrastre, otros se posicionan en ángulo para interceptar alimento o señales químicas en la corriente, reduciendo los costos de búsqueda (Baker y Montgomery, 1999). Los mejillones del género *Mytilus* y los bivalvos *Pinna nobilis*, crecen orientados con el eje más largo de su cuerpo paralelo a la dirección del flujo, minimizando la fuerza de arrastre (Witman y Suchanek, 1984; García-March *et al.*, 2007).

Las conchas que ocupan los cangrejos ermitaños están orientadas con el eje más largo paralelo a la dirección del flujo en los canales de intermareal rocoso de Troncones. Es decir, la orientación de las conchas de los ermitaños es análoga a la reportada para las conchas de mejillones y bivalvos, por lo que podemos inferir que los cangrejos también han incorporado en sus comportamientos esta necesidad de minimizar el coeficiente de arrastre.

8.3 EXPERIMENTOS EN EL TÚNEL DE VIENTO

Habitar en la zona litoral en la que el flujo de agua representa un gran desafío puede acarrear diversos costos al ermitaño. Por ejemplo, los costos energéticos de adhesión pueden incrementar la necesidad de forrajeo y con esto el riesgo de depredación o disminuir la energía canalizada al crecimiento y la reproducción (Denny, 2006). Sin embargo, el habitar en zonas con alta influencia del oleaje puede también beneficiar a los organismos en términos de supervivencia considerando que las zonas más expuestas al oleaje son las menos impactadas por los depredadores. En este sentido, al

ocupar *M. speciosa* y orientarse respecto al flujo de agua, *C. californiensis* puede habitar en zonas de baja presión de depredación gozando de las ventajas que le proporciona una concha que minimiza los costos hidrodinámicos.

Los valores más bajos de coeficiente de arrastre (C_D), calculados a partir de las mediciones PIV en el túnel de viento se observan para la concha *M. speciosa* en sus posiciones Frontal y Dorsal (Fig. 20a). En estas posiciones, el eje diametral (*i.e.* el más largo) de la concha es paralelo a la dirección del flujo. Esta alineación corresponde con la observada con mayor frecuencia en el campo. Así mismo, el régimen de flujo en el que se observan estos valores bajos de C_D corresponde a las velocidades en que los cangrejos se encuentran orientados con mayor frecuencia (0.4-1.5 m/s). Es decir, en el caso de los ermitaños que ocupan *M. speciosa* en el campo, la orientación observada en altas velocidades puede explicarse como una conducta adaptativa ya que al enfrentar el flujo con su cara dorsal o frontal esta concha tiene los valores más bajos de coeficiente arrastre. Los valores del C_D para *M. speciosa*, en general son más bajos que para *N. scabricosta*, es decir que los cangrejos que ocupan *Mancinella* tienen una ventaja sobre los que habitan *Nerita*, cuantificable en términos hidrodinámicos. La probabilidad de desalojo aumenta con la fuerza de arrastre, y ésta aumenta en función de la velocidad y del coeficiente de arrastre. Posicionarse en una dirección que minimice la fuerza de arrastre disminuye la probabilidad de desalojo (García-March *et al.*, 2007). Adicionalmente, el ocupar una concha que minimice el arrastre o bien, orientarse en una posición que minimice esta fuerza puede favorecer a los ermitaños en términos de inversión de energía al proceso de adhesión al sustrato. La reducción de la inversión en adhesión puede ser considerada otra forma en que la especie canaliza energía al crecimiento y esfuerzo reproductivo (Bell y Gosline, 1997).

Algunas observaciones y experimentos de preferencia muestran que las conchas ocupadas con mayor frecuencia en zonas con una influencia baja o nula del oleaje son las menos favorecidas (Bach y Hazlett, 2009; Arce, tesis doctoral, en proceso de publicación). Experimentos de trasplante muestran que los cangrejos en las conchas preferidas (*e.g.* cónicas) al ser liberados en sitios con una alta influencia del oleaje permanecen en el sitio, mientras que los cangrejos liberados en conchas no preferidas (*e.g.* neritiformes, vermiformes) desaparecen, por diferentes causas que podrían estar asociadas a una mayor vulnerabilidad de depredación, de desalojo o bien podrían atribuirse a un desplazamiento activo de los ermitaños a zonas donde la concha que ocupan represente menores costos o desventajas. Por otro lado, si son liberados en pozas de marea, los ermitaños en conchas preferidas salen de éstas mientras que los de conchas no preferidas permanecen en el sitio en el que fueron

liberados (Bach y Hazlett, 2009). Este trabajo presenta evidencia de que los ermitaños seleccionan las conchas más hidrodinámicas, se orientan explotando los rasgos de éstas que minimizan el arrastre y se distribuyen en el gradiente de velocidad de acuerdo a la concha que ocupan. Los resultados de los experimentos en el túnel de viento confirman las hipótesis planteadas para este trabajo.

Es importante resaltar las diferencias entre las curvas de arrastre que se presentan en este trabajo y las que están ampliamente citadas en la literatura y que se refieren a esferas u otros objetos con geometrías simples. Consideremos, en primera instancia, el caso de una esfera. Muchas mediciones en el intervalo de $2000 < Re < 300000$, también denominado Régimen de Reynolds, indican que el coeficiente es aproximadamente constante en este intervalo. Este valor casi constante, conocido como "coeficiente crítico de arrastre" $C_{D\text{ crit}}$ normalmente está entre 0.40 a 0.45, en el caso de una esfera. Los valores de C_D medidos para las conchas (0.09 a 0.40) están claramente por debajo de lo esperado para una esfera y su fluctuación es mayor (Fig. 24).

La curva de C_D en función del número de Reynolds y sus fases están bien caracterizadas en el caso de una esfera (*e. g.* Hoerner, 1965; Loth, 2008; Fig. 24). Las curvas de arrastre para una esfera se pueden dividir en cuatro fases: una primera fase donde C_D decrece, en la segunda fase C_D es casi constante, después decae bruscamente ("crisis del arrastre") y por último se recupera. Las curvas presentadas en este trabajo presentan desviaciones considerables de las curvas de una esfera. Para explicar estas desviaciones nos referimos a una revisión (Loth, 2008) que destaca el efecto de rugosidad de los objetos y la compleja influencia de la turbulencia del flujo en el arrastre de objetos altamente irregulares (Fig. 25).

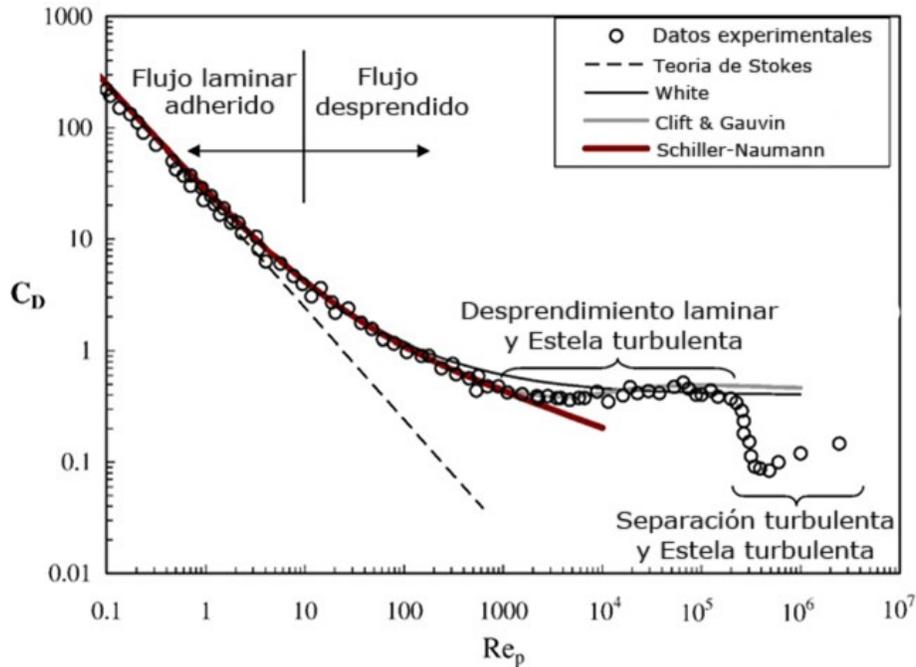


Figura 24. Coeficiente de arrastre en función del número de Reynolds de una partícula esférica. El flujo detrás de la esfera permanece adherido al contorno para $Re < 22$, después se separa en una estela, que sigue siendo laminar para $Re < 130$, se vuelve inestable ($Re < 1000$) y finalmente turbulenta ($Re < 1000$). En números de Reynolds altos ($2000 < Re < 300,000$) se forma una capa límite laminar al frente de la esfera que se separa provocando una estela turbulenta detrás de ésta. (Modificado de Loth, 2008).

La rugosidad a baja escala puede provocar una reducción en el Reynolds crítico, mientras que a mayor escala, la superficie altamente irregular puede causar un flujo turbulento sobre la partícula, evitando la aparición de la crisis del arrastre (Loth, 2008). *M. speciosa* presenta un nivel de rugosidad relativamente alto ($d' = 0.21$); mientras que *N. scabricosta* es menos rugosa ($d' < .01$), siendo la rugosidad medida como el cociente del diámetro máximo de la concha entre el diámetro de la misma excluyendo los ornamentos. La rugosidad se vuelve menos importante cuando los niveles de turbulencia son altos. En el presente estudio, la intensidad de la turbulencia es mayor al 10% (Fig. 23). Este nivel de turbulencia origina un régimen "trans-crítico" en el cual el coeficiente muestra una caída inicial, seguida de un crecimiento, seguido, a su vez, por una segunda caída en sus valores, *e.g.* en regímenes donde hay niveles de turbulencia de 35%, el coeficiente de arrastre puede cambiar por un orden de magnitud, cuando el Re cambia por un factor de tres (Loth, 2008). Estas curvas tienden a no tener una crisis del arrastre definida, sino más bien oscilar varias veces alrededor de lo que sería su coeficiente crítico de arrastre $C_{D\text{ crit}}$.

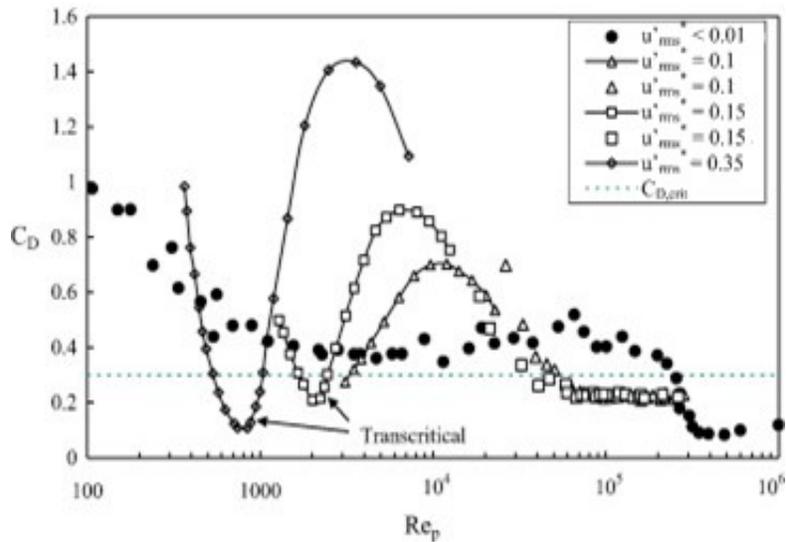


Figura 25. Dependencia del coeficiente de arrastre en los niveles de turbulencia (u'_{rms}). $C_{D,crit} = 0.3$. Tomada de Loth, 2008.

La compleja geometría y los ornamentos de *M. speciosa* provocan inestabilidades en la capa límite y el desprendimiento de vórtices que afectan el tamaño de su estela, lo cual se ve reflejado en oscilaciones del coeficiente de arrastre, que en las posiciones Dorsal y Frontal alcanza los valores más bajos. La arquitectura de *M. speciosa*, y la conducta de orientación de los ermitaños que la utilizan es una combinación que reduce las fuerzas mecánicas provocadas por el flujo, permitiendo que esta configuración, *i.e.* cangrejos en *M. speciosa*, alineados con el flujo, sea más frecuente a velocidades más altas. La arquitectura de *N. scabricosta* y su textura relativamente lisa resulta en una dinámica distinta. En este caso, los valores mínimos del coeficiente de arrastre se alcanzan en dos posiciones contrastantes Lateral-2 (eje diametral alineado con el flujo) en regímenes bajos (Re 6600) y Dorsal (ápice en contra cara al flujo, eje diametral perpendicular) en regímenes más altos. Los cangrejos en *Nerita* se alinean con el flujo sólo en las velocidades más bajas, donde esta posición minimiza su arrastre. El coeficiente de arrastre C_D , cuando se trata de un objeto con una geometría compleja, es imposible de estimar de forma analítica. Medir este factor, experimentalmente, sobre todo cuando nos dice tanto sobre la ecología y conducta de los habitantes del intermareal, adquiere gran relevancia.

8.4 CONSIDERACIONES FINALES

Los experimentos que se llevaron a cabo en el túnel de viento simulan únicamente el periodo de

tiempo en el que, en el campo, la dirección del flujo es la misma, por ejemplo sólo cuando la ola va en dirección de la costa. En otras palabras, se realizaron con un flujo estacionario, *i. e.*, cuyas propiedades estadísticas, en particular la velocidad media, no varían considerablemente con el tiempo. Esto podría verse como una desventaja, pues se están despreciando variables biológicamente importantes, en particular, la fuerza de aceleración (Denny, 1994). Sin embargo, en el caso de la aceleración, debe tomarse en cuenta que su efecto es inversamente proporcional al cociente del periodo entre dos olas y de la longitud del organismo (Sarpkaya y Isaacson 1981), y que en el caso de los organismos aquí estudiados este cociente es suficientemente grande para despreciar los efectos de la aceleración ($K \gg 30$; Keulegan y Carpenter, 1958).

En este trabajo no se analiza la fuerza de sustentación ya que ésta es importante cuando el cociente entre la altura y el radio de un organismo es muy bajo, pero, como es el caso, este cociente es alto (*M. speciosa* 1.4 y *N. scabricosta* = 1.05) y la fuerza de arrastre es dominante (Denny y Blanchette, 2000). Es decir, en este caso la fuerza de sustentación es despreciable.

La mayor parte de los estudios que exploran el efecto del flujo sobre los organismos del intermareal dirigen su atención a los mecanismos que éstos tienen para adherirse al sustrato. En éste tipo de estudio, los organismos más estudiados son aquellos con estructuras de adhesión muy fuertes (*e.g.* lapas, quitones, bivalvos, macroalgas, etc.) las cuales se ponen a prueba en las condiciones más extremas de flujo (Castilla *et al.*, 1998; 3 a 20m/s). Pocos estudios han sido realizados en organismos vágiles, en flujos de agua menos extremos (*e.g.* Martinez y Lau, 2003). En este estudio se caracterizaron los aspectos básicos del régimen de flujo de agua en distintos canales formados en la zona intermareal de una costa rocosa, durante la marea más baja. Las velocidades registradas a nivel sustrato en los canales recorren un intervalo de 0 a 150 cm/s. Es importante señalar que en estos regímenes de flujo los cangrejos están aún presentes. Sin embargo, ya que no hay forma segura de trabajar a velocidades mayores que éstas, no podemos asegurar que los organismos estén fuera de sus refugios en condiciones más extremas.

8.5 PERSPECTIVAS

Se pueden entonces mencionar tres extensiones naturales a los experimentos aquí realizados que podrían ayudar tanto a validar los resultados obtenidos, como a ajustar las magnitudes de los datos para poder interpretarlos no sólo comparativamente, sino en términos absolutos.

Por un lado, los experimentos de PIV que se realizaron fueron bidimensionales. Siendo la turbulencia un fenómeno inherentemente tridimensional, la estimación bidimensional de la turbulencia introduce un factor de error cuya magnitud está aún por medirse (Fox y McDondald, 2006). Si bien comparando los resultados para distintas conchas se han podido extraer conclusiones, debe tenerse en cuenta que el coeficiente de arrastre podría estar siendo subestimado, debido a que no se consideró el movimiento de las partículas en la tercera dimensión: perpendicular al plano de la fotografía.

En segundo lugar, debido a que existe muy poca información en la literatura con la cual comparar nuestros resultados, dado que las mediciones corresponden en su mayoría a figuras geométricas simples, sería interesante realizar mediciones directas del arrastre por métodos mecánicos que permitan corroborar los resultados. Por otro lado, es importante llevar a cabo experimentos similares a los ya realizados para números de Reynolds inferiores, pues el rango de éstos en que se midió se traslapa sólo en un 60% con el rango que fue medido en el campo.

Un experimento biológico, que no es una extensión sencilla de los aquí realizados, pero que terminaría por demostrar de manera contundente la hipótesis de que la orientación se debe a factores hidrodinámicos, sería el de someter a los cangrejos con conchas a experimentos controlados en laboratorio en los que pudiera medirse simultáneamente el coeficiente de arrastre y la orientación como una respuesta conductual. Teniendo estos datos cumpliríamos con los tres criterios propuestos por Vogel (1994) para validar la explicación de una característica o un comportamiento biológico en términos de la reducción del arrastre: (1) explicar el mecanismo físico de esta reducción del arrastre, (2) ratificar los resultados con modelos físicos en condiciones biológicamente revelantes y (3) demostrar que en organismos reales, en condiciones controladas, el arrastre tiene el efecto propuesto.

Este trabajo es una buena muestra de la complejidad que implica la medición hidrodinámica de objetos tridimensionales con formas irregulares, en particular de estructuras biológicas. Para que este análisis se pueda extender a una amplia variedad de morfologías es necesario contar con una descripción cuantitativa adecuada de las formas irregulares tridimensionales, esto con el fin de poder comparar entre magnitudes hidrodinámicas medidas para estructuras con geometrías muy distintas. Éste fue uno de los problemas con los que nos encontramos al realizar la interpretación de los resultados de este trabajo, aunado a la complicación de que, a la fecha, no existe un trabajo similar. Tanto para gasterópodos como para los cangrejos ermitaños, la distribución, y la orientación espacial de

las conchas en diferentes regímenes de flujo, se han asumido como adaptaciones al ambiente, sin contar en ningún caso con evidencia experimental que haga válido éste postulado. Este estudio establece una relación directa entre el uso diferencial de las conchas en distintas zonas del litoral y las ventajas que ofrecen frente al flujo. Asimismo, provee evidencia de que la orientación de los animales es una respuesta adaptativa, ventajosa en términos hidrodinámicos.

REFERENCIAS

- Adrian, R.J., 1991. Particle-imaging techniques for experimental fluid mechanics. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 23, pp. 261-304.
- Arce, E., Alcaraz, G., 2011. Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, 75(1), pp. 121-128.
- Argüelles, A., Álvarez, F. y Alcaraz, G., 2009. Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina*, 73(4), pp. 717-723.
- Avery, R. y Etter R.J., 2006. Microstructural differences in the reinforcement of gastropod shell against predation. *Marine Ecology Progress Series*, 323, pp. 159-170.
- Bach, C., Hazlett, B.A., y Rittschof D., 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57(3), pp. 579-586.
- Bach, C.E. y Hazlett, B.A., 2009. Shell shape affects movement patterns and microhabitat distribution in the hermit crabs *Calcinus elegans*, *C. laevimanus* and *C. latens*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382(1), pp. 27-33.
- Baker, C. F. y Montgomery, J.C., 1999. The sensory basis of rheotaxis in the blind Mexican cave fish, *Astynax fasciatus*. *Journal Comparative Physiology A*, 184, pp. 519-527.
- Bell, E.C. y Gosline, J.M., 1997. Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgment of two *Mytilus* species. *Marine Ecology Progress Series*, 159, pp. 197-208.
- Benvenuto C., G. Sartoni y Gherardi F., 2003. Foraging behaviour of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 83, pp. 457-461.
- Bertness, M.D., 1980. Shell utilization and preference patterns in hermit crabs from the Bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48, pp. 1-16.
- Bertness, M.D., 1981a. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *American Naturalist*, 118(3), pp. 432-437.
- Bertness, M.D., 1981b. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *America*, 62(2), pp. 411-425.
- Bertness, M.D., 1982. Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 64, pp. 159-187.
- Bill, R.G., y Herrnkind W.F., 1976. Drag reduction by formation movement in spiny lobsters, *Science*, 193 (4258), pp. 1146-1148.

- Blake, R.W., 1985. Crab carapace hydrodynamics. *Journal of Zoology London*, 207, pp. 407–423.
- Blanchette, C.A., 1997. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: a case study with *Fucus gardneri*. *Ecology*, 78(5), pp.1563–1578.
- Branch G.M, y Marsh A.C., 1978. Tenacity and shell shape in six *Patella* species: Adaptive features. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 34 (2), pp. 111-130.
- Briffa, M., Mowles, S.L. y Williams, N., 2008. Quick guides hermit crabs. *Current Biology*, 18(4), pp. 144-146.
- Brookes, W. R. Mariscal, R. N., 1986. Interspecific competition for space by hydroids and a sea anemone living on gastropod shells inhabited by hermit crabs. *Marine Ecology*, 28, pp. 241-244.
- Boycott, B.B., 1954. Learning in *Octopus vulgaris* and other cephalopods. *Stazione Zoologica di Napoli*, 25, pp. 67–93.
- Carrington, E., 1990. Drag and dislodgment of an intertidal macroalga: consequences of morphological variation in *Mastocarpus papillatus* Kützing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 139(3), pp. 185-200.
- Castilla, J., Steinmiller, D. y Pacheco, C.J., 1998. Quantifying wave exposure daily and hourly on the intertidal rocky shore of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71, pp. 19–25.
- Childress, J.R., 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology* 53(5), pp. 960-964.
- Conover, M. R., 1979, Effects of gastropod shell characteristics and hermit crabs on shell epifauna, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 40, 81–94.
- Connell, J.H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review Ecology Systematics*, 3, pp. 960-964.
- Dayton, P.K. y Oliver, J.S., 1980. An evaluation of experimental analyses of population and community patterns in benthic marine environments, en: Tenore, K.R y Coull, B.C. (Eds.). *Marine benthic dynamics: 11th Belle W. Baruch Symposium in Marine Science*, Georgetown (SC). The Belle W. Baruch Library in Marine Science, 11, pp. 93-120.
- Denny, M.W., Daniel, T.L. y Koehl, M., 1985. Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs*, 55(1), pp. 69-102.
- Denny, M.W., 1994. Roles of hydrodynamics in the study of life on wave-swept shores, en: Wainwright, P.C. y Reilly, S.M. (Eds.). *Ecomorphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, pp. 169-204.
- Denny, M.W. y Blanchette, C.A., 2000. Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. *The Journal of Experimental Biology*, 203 , pp. 2623-2639.
- Denny, M.W., 2006. Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology*, 40(4),

pp. 439-461.

Dudgeon, S. y Johnson, A., 1992. Thick vs. thin: thallus morphology and tissue mechanics influence differential drag and dislodgement of two co-dominant seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 165(1), pp. 23-43.

Elwood, R.W. y Neil, S.J., 1992. Assessments and decisions. A study of information gathering by hermit crabs. Chapman and Hall, New York, NY.

Fotheringham, N., 1976a. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57(3), pp. 570-578.

Fotheringham, N., 1976b. Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 23, pp. 299-305.

Fox, R.W., y McDonald, A.T., 2006. *Introduction to Fluid Mechanics* (6ta edición) Willey, pp. 477.

García-March, J., Perez-Rojas, L. y Garcia-Carrascosa, A., 2007. Influence of hydrodynamic forces on population structure of *Pinna nobilis* L., 1758 (Mollusca: Bivalvia): The critical combination of drag force, water depth, shell size and orientation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342(2), pp. 202-212.

Gaylord, B., Blanchette, C.A. y Denny, M.W., 1994. Mechanical consequences of size in wave-swept algae. *Ecological Monographs*, 64, pp. 287-313.

Gaylord, B., 2000. Biological implications of surf-zone flow complexity. *Limnology and Oceanography* 45, pp. 174-188.

Gherardi, F. y Vannini, M., 1989. Field observations on activity and clustering in two intertidal hermit crabs, *Clibanarius virescens* and *Calcinus laevimanus* (Decapoda, Anomura). *Marine Behavior and Physiology*, 14, pp. 145-159.

Gherardi, F., 1996. Non-conventional hermit crabs: pros and cons of a sessile, tube-dwelling life in *Discorsopagurus schmitti* (Stevens). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 202, pp. 119-136.

Grant Jr., W.C. y Pontier, P.J., 1973. Fitness in the hermit crab *Pagurus acadianus* with reference to *Hydractinia echinata*. *Bulletin of the Mount Desert Island Biological Laboratory*, 13, pp. 40-53.

Gupta, A.K., Lilley, D.G., 1985. *Flowfield modeling and diagnostics*, Abacus Press, pp. 414.

Gurka, R., Liberzon A., Hefetz D., Rubinstein D., Shavit U., 1999. Computation of pressure distribution using PIV velocity data. *International Workshop on PIV'99- Santa Barbara*, 3 rd, Santa Barbara, CA. pp. 671-676.

Hahn, D., 1998. Hermit crab shell use patterns: response to previous shell experience and to water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228, pp. 35-51.

Hazlett, B.A., 1966. Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab *Calcinus tibicen*.

Zeitschrift für Tierpsychologie, 23(6), pp. 655-671.

Hazlett, B.A., 1980. Communication and mutual resource exchange in north Florida hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(3), pp. 177-184.

Hazlett, B.A., 1981. The Behavioral Ecology of Hermit Crabs. *Behavioral Ecology*, 12, pp. 1-22.

Hazlett, B.A., 1983. Daily movement in the hermit crabs *Clibanarius tricolor* and *Calcinus tibicen*, *Journal of Crustacean Biology*, 3(2), pp. 223-234.

Hazlett, B.A., 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(2), pp. 119-128.

Hazlett, B.A., Baron L.C., 1989. Influence of shells on mating behaviour in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(6), pp. 369-376.

Hendrickx, M., 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. *Biodiversidad Marina y Costera de México*, pp. 271-318.

Herreid, C.F. y Full, R.J., 1986. Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology*, 120, pp. 297-308.

Hoerner, S.F., 1965. Fluid-Dynamic Drag. *Hoerner Fluid Dynamics*, pp. 456.

Huertas, L.A., 2008. Estudio experimental sobre la factibilidad del control térmico mediante el ángulo de incidencia de una placa plana en convección forzada. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 77.

Jacklyn, P.M., y Ritz, D.A., 1986, Hydrodynamics of swimming in scyllarid lobsters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101, pp. 85-99.

Jensen, K., 1970. The interaction between *Pagurus bernhardus* and *Hydractinia echinata* (Fleming). *Ophelia*, 8, pp. 135-144

Jensen, K., 1975. The profit to *Pagurus bernhardus* (L.) by the presence of *Hydractinia echinata* (Fleming). *Biokon Rep*, 1, pp. 1-4.

Kellogg, C.W., 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22, pp. 101-111.

Keulegan, G.H. y Carpenter, L.H., 1958. Forces on cylinders and plates in an oscillating fluid, *Journal of Research of the National Bureau of Standards*, 60 (5), pp. 423-440.

Kinosita, H. y Okajima, A., 1968. Analysis of shell searching behavior of the land hermit crab, *Coenobita rugosus* (H. Milne Edwards). *Journal of the Faculty of Science*, 11, pp. 293-358.

Koehl, M., 1977. Effects of sea anemones on the flow forces they encounter. *Journal of Experimental Biology*, 69(1), p.87.

- Koehl, M., 1982. The interaction of moving water and sessile organisms. *Scientific American* 247(6), pp. 124-134.
- Koehl, M., 1984. How do benthic organisms withstand moving water? *American Zoologist* 24, pp. 57-70.
- Koehl, M. y Alberte, R., 1988. Flow, flapping, and photosynthesis of *Nereocystis leutkeana*: a functional comparison of undulate and flat blade morphologies. *Marine Biology*, 99(3), pp. 435-444.
- Lemaitre, R. y McLaughlin, P.A., 2009. Recent advances and conflicts in concepts of anomuran phylogeny (Crustacea : Malacostraca). *Arthropod Systematics y Phylogeny*, 67(2), pp. 119-135.
- Loth, E., 2008. Drag of non-spherical solid particles of regular and irregular shape. *Powder Technology*, 182(3), pp. 342-353.
- MacGintie, G.E., 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. *Smithsonian miscellaneous collections*, 128, pp. 1-201.
- Martinez, M.M., 2001. Running in the surf: hydrodynamics of the shore crab *Grapsus tenuicrustatus*. *Journal of Experimental Biology*, 204, pp. 3097- 3112.
- Martinez, M. M., Full, R.J. y Koehl, M., 1998. Underwater punting by an intertidal crab: a novel gait revealed by the kinematics of pedestrian locomotion in air versus water. *Journal of Experimental Biology*, 201, pp. 2609-2623.
- Martinez M. M., Lau W. W. Y, 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, pp. 1-21.
- Maude, S.H., y Williams, D.D., 1983. Behavior of crayfish in water currents: Hydrodynamics of eight species with reference to their distribution patterns in southern Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(1), pp. 68-77.
- McLean, R.B. 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experientia*, 30, pp. 206-208.
- McLean, R.B. y Mariscal, R.N., 1973. Protection of a hermit crab by its symbiotic sea anemone *Calliactis tricolor*. *Experientia*, 29, pp. 128-130.
- Nishimoto R.T, Herrnkind W.F., 1978. Directional orientation in blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun: Escape responses and influence of wave direction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 33(2), pp. 93-112.
- O'Neill P.L., 1978. Hydrodynamic analysis of feeding in sand dollars. *Oecologia*, 34, pp. 157-174.
- Pond, C., 1975. The role of the 'walking legs' in aquatic and terrestrial locomotion of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet), *Journal Experimental Biology*, 62, pp. 447-454.
- Poupin, J. y Bouchard, J.M., 2006. The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with

- description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28(2), pp. 465.
- Provenzano, A.J., J.R., 1960. Notes on Bermuda hermit crabs (Crustacea; Anomura). *Bulletin of Marine Science*, 10, pp. 117-124.
- Reese, E.S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Society of Zoologists*, 9(2), pp. 343-355.
- Rittschof, D., 1980. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to gastropod predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, 6(1), pp. 103-118.
- Ross, D.M., 1971. Protection of hermit crabs (*Dardanus* sp.) from octopus by commensal sea anemones (*Calliactis* sp.). *Nature*, 230, pp. 401-402.
- Sarpkaya, T. y Isaacson, M., 1981. Mechanics of wave forces on offshore structures, Van Nostrand Reinhold, pp. 445.
- Scully, E. P. 1983. The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 71, pp. 221-236.
- Shumway, S.E., 1978. Osmotic balance and respiration in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*, exposed to fluctuating salinities. *Journal of Marine Biological Association of the U.K.*, 58, pp. 864-876.
- Somero, G., 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: Optima, limits and costs of living. *Integrative and Comparative Biology*, 42, pp. 779-780.
- Sousa, W.P., 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores, en:Pickett S.T.A. y White, P.S. (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York. pp. 101-124.
- Snyder-Conn, E., 1980, Tidal clustering and dispersal of the hermit crab *Clibanarius digueti*. *Marine Behaviour and Physiology*, 7(2), pp. 135-154.
- Spaargaren, D.H., 1979. Hydrodynamic properties of benthic marine Crustacea. I . Specific gravity and drag coefficients. *Marine Ecology Progress Series*, 1, pp. 351-359.
- Stachowitsch, M., 1980. The epibiotic and endolithic species associated with the gastropod shells inhabited by the hermit crabs *Paguristes oculatus* and *Pagurus cuanensis*. *Marine Ecology*, 1(1), pp. 73-101.
- Stamhuis, E. y Videler, J., 1995. Quantitative flow analysis around aquatic animals using laser sheet particle image velocimetry. *Journal of Experimental Biology*, 198(2), pp. 283-94.
- Taylor, P.R., 1981. Hermit crab fitness: the effect of shell condition and behavioural adaptations on environmental resistance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 52, pp. 205-218.
- Vance, R.R., 1972. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs.

America, 53(6), pp. 1075-1083.

Vogel, S., 1989. Drag and reconfiguration of broad leaves in high winds. *Journal of Experimental Botany*, 40(8), pp. 941-948.

Vogel, S., 1994. *Life in Moving Fluids*. Second edition. Princeton: Princeton University Press.

Wieser, W. 1959. Free-living nematodes and other small invertebrates of Puget Sound beaches. University of Washington Press, pp.179.

Williams, J.D. y McDermott, J.J., 2004. Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305, pp. 1-128.

Witman, J. y Suchanek, T., 1984. Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans. *Marine Ecology Progress Series*, 16, pp. 259-268.

Young, A.M., 1978. Desiccation tolerances for three hermit crab species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* Say and *P. longicarpus* Say (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, U.S.A. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6(1), pp. 117-122.

Young, A.M., 1979. Differential utilization of gastropod shells by three hermit crab species in North Inlet, South Carolina, USA. *Crustaceana Supplement*, 5, pp. 101-104

Zar J.H., 2009. *Biostatistical Analysis* (5ta edición), Prentice Hall, pp. 950.