



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

La conducta de agregación como mecanismo de
obtención de conchas de gasterópodos en
cangrejos ermitaños (*Calcinus californiensis*).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

CYNTHIA DINORAH FLORES AGUIRRE

DIRECTOR DE TESIS:

BIÓL. KARLA KRUESI CORTÉS

MÉXICO D.F.

2012





Universidad Nacional
Autónoma de México



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

Flores

Aguirre

Cynthia Dinorah

Tel 0445559064262

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303272351

2.- Datos del Tutor

Biól.

Karla

Kruesi

Cortés

3.- Datos del sinodal 1

Dra.

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

4.-Datos del sinodal 2

Dra.

Laura Roxana

Torres

Avilés

5.-Datos del sinodal 3

M. en C.

Brian

Urbano

Alonso

6.-Datos del sinodal 4

Dr.

José Luis

Villalobos

Hiriart

7. Datos del trabajo escrito

La conducta de agregación como mecanismo de obtención de conchas de gasterópodos en cangrejos ermitaños (*C. californiensis*).

2012

40 pp.

*There's nothing you can do that can't be done
Nothing you can sing that can't be sung
Nothing you can say but you can learn how to play
the game
It's easy*

*Nothing you can make that can't be made
No one you can save that can't be saved
Nothing you can do but you can learn how to be you
in time
It's easy*

*All you need is love
All you need is love
All you need is love, love
Love is all you need*

*There's nothing you can know that isn't known
Nothing you can see that isn't shown
There's nowhere you can be that isn't where you're
meant to be
It's easy*

*All you need is love
All you need is love
All you need is love, love
Love is all you need*

The Beatles...

*“Todo se puede lograr con amor, por ello esta tesis
es dedicada a todas aquellas personas que me
apoyaron todo el tiempo durante su realización”*



AGRADECIMIENTOS.

Me encantaría que mi mano y mi mente fueran capaces de escribir lo que la otra siente, por lo que estos agradecimientos no alcanzan la totalidad de lo que quisiera agradecer a todas aquellas personas que siempre me han apoyado.

A mi mamá y papá porque siempre han estado conmigo en todo momento, por ayudarme a ser la persona en la que me he convertido, por todos esos momentos de felicidad que me han brindado y por tantas otras cosas... Pero sobre todo por todo su amor y apoyo incondicional que me han brindado. Sin ustedes no hubiera logrado realizar mis sueños, ni mis más grandes ambiciones, gracias por la gran educación que me han dado y por todos sus conocimientos.

A mi hermano que aunque es muy serio a mi me ha regalado varias sonrisas (las cuales valoro mucho!) y toda mi familia (abuc, tíos, tías, primos y primas) a todos! por el cariño que siempre me han brindado, ya que siempre han sido y serán una parte fundamental en mi vida y en su desarrollo.

A David por todo su amor y apoyo durante este tiempo, por todos esos momentos maravillosos que hemos compartido (y los que faltan!) y por las grandes sonrisas que me has sacado. También por tu comprensión y aprendizaje que me has brindado, porque los más valiosos conocimientos no se aprenden solo en los libros, la vida te deja una sabiduría mayor.

A mis amigos de la prepa que desde ese entonces nos hemos unido y seguimos juntos Nadia, Karla, Sandra, Martha, Gaby, Dany, (Liz, que aunque no te conocí en la prepa te quiero como a mis amigos que tuve en ella), Octavio, los amigos de Tulye y todos los demás que aunque estamos un poco alejados aun los recuerdo con cariño... y si claro! Xarini, Lesli y Carlos! ... salud por la prepa 1!!!! ... y Fcr...(chiste local), gracias porque seguimos juntos por circunstancias del destino...

Gracias a todos mis amigos del Hockey, ya que con ellos he aprendido a levantarme siempre que he caído "literal", pero sobre todo por los momentos tan mágicos que me han regalado y no solo eso, también por la hermandad que nos ha mantenido unidos! Gracias David, Oscar, Garro, Isra, Sony, Will, Liz, Diemel! Y a todos los Pumas Hockey!!, así como los exiliados.



A Karla, Guille y Brian que además de siempre brindarme valiosos consejos y enseñanzas han sabido ser amigos. Gracias karla porque siempre has sido un gran apoyo para todos. Y a ti Guille, porque nos mantuviste juntos. Gracias también a todo el maravilloso equipo de los ermitaños! Lesli (mi hermana de tesis ☺), Elsa, Carlos, Barbara, Fer, Gaston, Xarini Guille, Karla, Dany y las nuevas chicas (Mayra, Brenda y Marie). Gracias por su gran apoyo y amistad que sin ustedes esta tesis no hubiera existido.

A mis sinodales Dra. Roxana Torres y Dr. Villalobos por su tiempo, revisiones y consejos para la realización de esta tesis

A Nora y a mis amigas del hula, ya que me han enseñado que con amor, esfuerzo y disciplina se logran cosas bellisimas, pero sobre todo por que me han enseñado el significado y valor del aloha!!!

A todos mis amigos y maestros de la Facultad ya que con ustedes he descubierto un nuevo mundo al que amamos y que es la biología!!!.

A todos mis amigos que he conocido a lo largo de mi vida, a todos aquellos que me han sacado miles de sonrisas, carcajadas y locuras...En general a todos los que han estado conmigo en algún momento de mi vida ya que gracias a todos ustedes soy esta persona y agradezco por los momentos felices y las millones de sonrisas que me han robado!!! ☺

Al apoyo y financiamiento de PAPIIT IN-213112 y CONACyT 167915, muchas gracias.

En especial también le ofresco una gran agradecimiento a mi muy querida Universidad Nacional Autonoma de México y a la Facultad de Ciencias que han sido una parte fundamental en mi desarrollo tanto academico como personal.

Y sobre todo gracias a la vida que me ha brindado todos estos maravillosos momentos con ustedes.



CONTENIDO

1.	RESUMEN	1
2.	INTRODUCCIÓN	2
2.1.	Biología de los cangrejos ermitaños	2
2.1.1.	Ubicación taxonómica	2
2.1.2.	Morfología	3
2.1.3.	Ecología	4
2.1.4.	Especie de estudio (<i>Calcinus californiensis</i>)	5
2.2.	Factores asociados a la ocupación y preferencia de conchas de gasterópodos	6
2.3.	Mecanismos conductuales de los cangrejos ermitaños para obtener conchas vacantes	7
3.	OBJETIVOS	9
3.1.	Objetivo general	9
3.2.	Objetivo particular	9
4.	HIPÓTESIS	9
5.	MATERIALES Y MÉTODOS	10
5.1.	Área de estudio	10
5.2.	Experimento <i>in situ</i>	11
5.3.	Experimento controlado	16
6.	RESULTADOS	21
6.1.	Experimento <i>in situ</i>	21
6.2.	Experimento controlado	26
7.	DISCUSIÓN	27
8.	CONCLUSIONES	33
9.	BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA	34

La conducta de agregación como mecanismo de obtención de conchas de gasterópodos en cangrejos ermitaños (*Calcinus californiensis*).

RESUMEN

Los cangrejos ermitaños habitan en conchas de gasterópodos para cubrir su abdomen blando y éstas los protegen tanto de los depredadores como de la variación en las condiciones ambientales. Las conchas son un recurso que tiene una gran influencia en varios aspectos de la biología de los cangrejos ermitaños, como la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, los ermitaños necesitan renovarlas constantemente, debido a que al crecer en talla corporal las conchas se vuelven inadecuadas. Asimismo son selectivos en el uso de este recurso, ya que muestran preferencias ya sea por la especie (tipo, forma) o talla, cualidades que les proporcionan distintas ventajas en términos de adecuación. Para obtener una concha los ermitaños se relacionan con agregaciones de gasterópodos, generalmente en sitios donde hay señales de depredación, o con otros cangrejos ermitaños con los que combaten para obtener la concha del contrincante.

En este trabajo se realizaron experimentos para estimar si para obtener una concha el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* se relaciona con mayor frecuencia con otros conoespecíficos, con gasterópodos donde no hay señales de depredación y/o con sitios de depredación de gasterópodos. Se estimó si la respuesta de los ermitaños se incrementa ante el requerimiento de una concha adecuada, ya que en ambientes desafiantes, como el litoral rocoso de la playa Troncones (Guerrero) la disponibilidad de conchas vacantes es limitada.

En el campo, se colocaron trampas experimentales que funcionaban para simular sitios de depredación de gasterópodos (gasterópodos en descomposición) ó sitios de agregación de gasterópodos (gasterópodos vivos). Se evaluó la latencia y la asistencia de los ermitaños a las trampas experimentales, así como la cualidad de las conchas de los asistentes. En el laboratorio, se registró el tiempo de atención en respuesta ante tres estímulos (cangrejos ermitaños, gasterópodos vivos y gasterópodos en descomposición). Estos experimentos se realizaron con dos tratamientos: cangrejos ermitaños ocupando conchas de talla adecuada y ajustada.

Los resultados mostraron que en el experimento *in situ*, los cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas experimentales en mayor proporción fueron machos y hembras ovígeras, ocupando las conchas de gasterópodos menos seleccionadas por esta población. En el laboratorio, la respuesta ante los sitios simulados de depredación se acentuó en los organismos al ocupar conchas ajustadas. Los resultados sugieren que para la población de *C. californiensis* de Troncones la adquisición de una concha nueva está mediada principalmente por la asistencia a sitios de depredación de gasterópodos en ambientes donde el recurso es limitado y que los organismos incrementan la búsqueda cuando la concha que portan es poco adecuada.



INTRODUCCIÓN

Los cangrejos ermitaños representan un grupo macro-zoobéntico importante en las comunidades del intermareal y sublitoral, ya que forman parte de la cadena trófica marina como organismos detritívoros, consumidores primarios y/o carroñeros (Caine, 1976; Scully, 1979). Los ermitaños han modulado diversos aspectos de su biología y conducta, cuya mayor adaptación han sido los patrones conductuales relacionados a vivir dentro de un refugio como las conchas de gasterópodos (Mantelatto y Sousa, 2000). Los ermitaños, clasificados dentro del grupo de los anomuros, muestran la característica única de tener el abdomen blando que cubren al utilizar las conchas de gasterópodos, por lo que se han realizado diversos estudios con estos organismos como modelos en el uso de refugios móviles.

Las conchas son evaluadas por los cangrejos ermitaños antes de ocuparlas (Mitchell, 1976; Kuris y Brody, 1976; Conover, 1978) ya que poseen una gran variedad en formas y tamaños. Existen diferencias inter-específicas en la conducta de los ermitaños tanto en la adquisición de conchas nuevas, como en la selección de estas de acuerdo a las condiciones en el ambiente (Childress, 1972; Abrams, 1978; Scully, 1979; Hazlett, 1981; Tricarico y Gherardi, 2006; Tricarico et al., 2009).

La relación entre los cangrejos ermitaños y las conchas de gasterópodos se llama tanatocresis, la cual consiste en el aprovechamiento que realiza una especie de los restos de otra (Sarmiento, 2001). En este caso, los cangrejos ermitaños aprovechan las conchas de los gasterópodos al morir; por lo tanto, el tamaño poblacional de los ermitaños depende en gran parte de la mortalidad de los gasterópodos proveedores del recurso, dado a que no se ha reportado que los cangrejos ermitaños sean capaces de matar a los gasterópodos en su ambiente natural para obtener sus conchas (Kellogg, 1976; Spight, 1985; McLean, 1983).

Biología de los cangrejos ermitaños

Ubicación taxonómica

Los cangrejos ermitaños pertenecen al Subphylum Crustacea, infraorden Anomura, en el cual se incluyen además centollas, cangrejos porcelánidos, cangrejos topo y cangrejos de arena. Estos organismos se caracterizan por poseer un abdomen anormal, ya sea suave y asimétrico como el de los



cangrejos ermitaños o simétrico, corto y flexionado debajo del tórax como los demás grupos incluidos en este infraorden (Brusca y Brusca, 2003).

Particularmente los cangrejos ermitaños están agrupados en la Superfamilia Paguroidea Latreille, 1802, y cuentan con un registro fósil del Triásico (Moore y McCormick, 1969). Se trata de un grupo monofilético compuesto por 6 familias: Coenobitidae Dana, 1851; Diogenidae Ortmann, 1892; Lithodidae Samouelle, 1819; Paguridae Latreille, 1802; Parapaguridae Smith, 1882 y Pylochelidae Bate, 1888 (Martin y Davis, 2001).

Calcinus californiensis Bouvier, 1898 fue nuestra especie de estudio y pertenece a la Familia Diogenidae Ortmann, 1892, caracterizada principalmente por presentar el quelípedo izquierdo de mayor tamaño (Fig. 1)

Phylum: Arthropoda Von Siebold, 1848
Subphylum: Crustacea Brúnnich, 1772
Clase: Malacostraca Latreille, 1802
Subclase: Eumalacostraca Grobben, 1892
Superorden: Eucarida Calman, 1904
Orden: Decápoda Latreille, 1802
Suborden: Pleocyemata Burkenroad, 1963
Infraorden: Anomura MacLeay, 1838
Superfamilia: Paguroidea Latreille, 1802
Familia: Diogenidae Ortmann, 1892
Género: <i>Calcinus</i> Dana, 1851
Especie: <i>Calcinus californiensis</i> Bouvier, 1898

Fig. 1. Ubicación taxonómica de *C. californiensis* (Martin y Davis, 2001; Brusca y Brusca, 2003).

Morfología

Los cangrejos ermitaños, presentan el cefalotórax reducido a un escudo torácico, calcificado y dividido por el surco cervical. Los ojos son compuestos y pedunculados (Hendrickx, 1995; Álvarez y Villalobos, 1996; Biagi et al., 2005). Los ermitaños poseen cinco pares de apéndices torácicos (pereiópodos), de los cuales el primer par es quelado y son llamados quelípedos. El segundo y el tercer pares de apéndices son ambulatorios y terminan en un artejo simple (Chapple, 2002). El cuarto y el quinto pares están reducidos por lo cual no funcionan como apéndices para caminar. Los apéndices del cuarto par funcionan como limpiadores de las branquias, por lo tanto en ocasiones no son visibles externamente



(Brusca y Brusca, 2003). El último par de apéndices, son modificados y llamados urópodos, los cuales son usados para mantener la concha en su posición (Ingle, 1993; Hendrickx, 1995; Álvarez y Villalobos, 1996; Fig. 2).

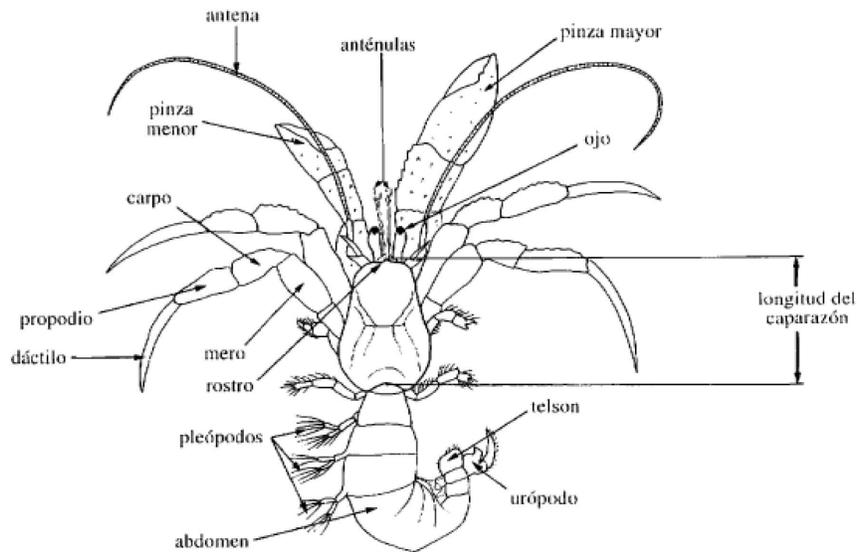


Fig. 2. Esquema general de la anatomía externa (dorsal) de los cangrejos ermitaños (Hendrickx, 1995).

Ecología

El ciclo de vida de los cangrejos ermitaños presenta varios estadios larvarios; el primero es una larva zoea zooplanctónica (la cual presenta 6 etapas); subsiguientemente se convierte en una megalopa la cual manifiesta posteriormente una metamorfosis hacia la forma juvenil de los cangrejos ermitaños. En este último estadio los ermitaños ya ocupan las conchas de gasterópodos vacantes y presentan una vida bentónica (Provenzano 1962; Hazlett, 1981).

Los cangrejos ermitaños (con pocas excepciones) viven en el litoral marino, y están adaptados para sobrevivir en condiciones muy inestables como las que se presentan en las pozas inter-mareales, donde los organismos están expuestos a cambios bruscos de temperatura, salinidad, desecación, pH, concentración de oxígeno disuelto y tipo de oleaje, relacionados con las mareas (Shumway, 1978). Las conchas mantienen protegidos a los ermitaños tanto de cambios ambientales, como de los depredadores (Connell, 1972; Denny y Gaines, 1990). Entre los depredadores de los cangrejos ermitaños se destacan



algunas especies de crustáceos (Stevcic, 1971), pulpos (Boycott, 1954), peces (Borjesson y Szelistowski, 1989) y algunas aves (Bertness, 1982).

Especie de estudio (Calcinus californiensis)

El cangrejo ermitaño *C. californiensis* se distingue principalmente por su coloración rojiza en los pereiópodos, antenas y anténulas; los márgenes del escudo torácico y de los quelípedos son rojos con tonalidades marrón al centro; los pedúnculos oculares son de color marrón oscuro a negro con tonalidad anaranjada en la base y una estrecha banda blanca cerca de la córnea; el abdomen es de color crema a blanco (Poupin y Bouchard, 2006; Fig. 3).

Los quelípedos pueden ser iguales o desiguales en tamaño; el quelípodo izquierdo por lo general es el mayor y presenta una curvatura regular (convexa) en su margen superior. Las bases de los terceros maxilípedos son contiguas, con muy poco espacio entre sí (McLaughlin, 2003); los pares de pereiópodos 2 y 3 son similares; el margen dorso-lateral de los propodios presenta un ángulo ligeramente cóncavo a la mitad superior de la cara externa formando un surco; los dáctilos del par 3 miden 0.6 – 0.7 de la longitud del propodio, con seis a ocho pequeñas espinas en el margen ventral y el telson presenta lóbulos posteriores con una espina (Poupin y Bouchard, 2006; Fig. 3).



Fig. 3. Fotografía de *Calcinus californiensis* donde se muestra la coloración del organismo.

El género *Calcinus* Dana, 1851 tiene una distribución en el océano Pacífico de América, donde se localizan las especies *C. californiensis*, *C. chilensis* Edwards, 1836, *C. mclaughlinae* n. sp., *C. explorator* Boone, 1930 y *C. obscurus* Stimpson, 1859, desde el Golfo de California hasta El Salvador. El registro de



C. californiensis en México es desde Puerto Peñasco, Sonora hasta la bahía de Huatulco, Oaxaca. Habita desde el bajo intermareal a profundidades de 15 a 25 metros, hasta la zona media del supralitoral (Poupin y Bouchard, 2006; Fig. 4).

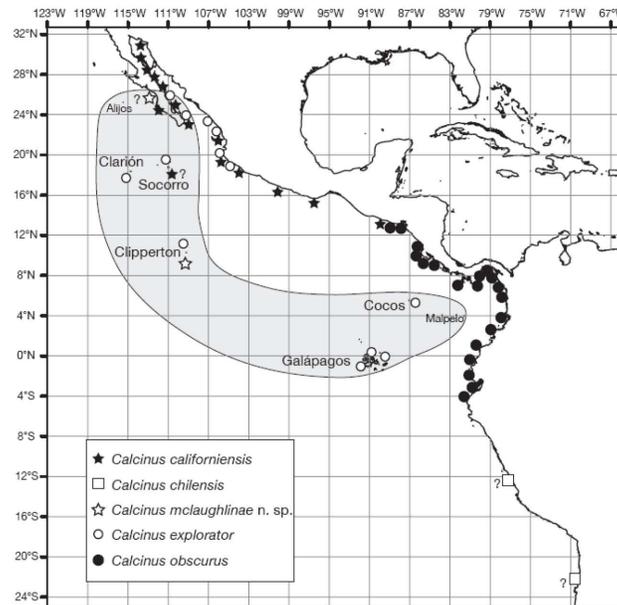


Fig. 4. Distribución geográfica del género *Calcinus*, en el este de México y Centro América. Se muestra con una estrella oscura la distribución de *Calcinus californiensis* (Poupin y Bouchard, 2006).

Factores asociados a la ocupación y preferencia de conchas de gasterópodos

La densidad poblacional de los cangrejos ermitaños se relaciona directamente con las poblaciones de los gasterópodos; debido tanto a la mortalidad de los gasterópodos y la consecutiva disponibilidad de conchas (Vance, 1972; Spight, 1985), como a las cualidades de las conchas y su efecto en la historia de vida de estos anomuros. Por ejemplo, si las conchas disponibles presentan una talla ajustada para los ermitaños o se encuentran dañadas pueden producir efectos negativos en el crecimiento poblacional de los cangrejos ermitaños (Hazlett, 1981). La disponibilidad relativa de conchas vacantes cambia en función de los estratos de la población (talla) de los cangrejos ermitaños (Spight, 1985; Yoshino et al., 2001), por ello la disponibilidad de conchas es viable si la estructura de tallas de las poblaciones de los gasterópodos es paralela a la de las poblaciones de los cangrejos ermitaños. Dado a que no siempre



ocurre así, la probabilidad de encontrar una concha adecuada decrece a medida que los cangrejos ermitaños incrementan en talla (Vance, 1972; Bertness, 1980).

Los cangrejos ermitaños pueden seleccionar de las conchas las diferentes especies (Bertness, 1980), el peso (Reese, 1962), volumen interno (Reese, 1963), longitud y forma de la apertura (Bertness, 1981a), ángulo del eje de la columela (Conover, 1978) y la condición en que ésta se encuentre (Hazlett, 1970), entre otras cualidades. Las distintas especies de conchas de gasterópodos ofrecen una amplia diversidad en formas y propiedades morfológicas (Scully, 1979; Coté et al., 1998), por lo que los cangrejos ermitaños pueden mostrar preferencia hacia alguna o algunas especies de las conchas disponibles en el ambiente. La preferencia se puede relacionar con los beneficios obtenidos y la reducción de costos, debido a que las diferentes especies de conchas ocupadas les proporcionan a los cangrejos un micro hábitat específico en cada caso (Young, 1979). Las conchas pueden brindar a los portadores tolerancia diferencial a las variantes condiciones ambientales, así como defensa contra depredadores (Vance, 1972; Bertness, 1981c; Scully, 1979), una buena locomoción (Hazlett, 1981) y también determinan la puesta de huevos en las hembras (Bertness 1981b).

Mecanismos conductuales de los cangrejos ermitaños para obtener conchas vacantes

Las conchas son adquiridas y transferidas entre los cangrejos ermitaños mediante distintos mecanismos, mostrando algunas adaptaciones en su comportamiento (Tricarico y Gherardi, 2006; Tricarico et al., 2009). El comportamiento de los cangrejos ermitaños se puede modificar dependiendo de la disponibilidad del recurso en el hábitat (Scully, 1979). La adquisición de conchas por los cangrejos ermitaños en sitios donde éstas son abundantes, se lleva a cabo de manera conductual al desplazarse buscando conchas vacías en el sustrato (Tricarico y Gherardi, 2006). Sin embargo en general entre las poblaciones de ermitaños este método es poco eficiente ya que la disposición de las conchas vacantes es limitada en la mayoría de los ambientes y las conchas vacantes también pueden estar expuestas al deterioro por ser enterradas (Tricarico y Gherardi, 2006), dañadas por la erosión o colonizadas por epibiontes (Vance, 1972; Abrams, 1980; Tricarico et al., 2009), por lo que es poco probable encontrar una concha vacante y en buen estado.



La identificación y desplazamiento de los cangrejos ermitaños hacia “bancos de conchas” (sitios donde los gasterópodos mueren o son depredados, dejando disponible la concha en buen estado) es otra estrategia para la obtención del recurso. Los cangrejos ermitaños identifican estos bancos de conchas al iniciarse la descomposición del tejido blando de los gasterópodos, ya que se segregan atrayentes químicos que funcionan como inductores para la agregación de los cangrejos ermitaños (McLean, 1974; Rittschof, 1980a; Gherardi y Atema, 2005; Tricarico y Gherardi, 2006). Las agregaciones de los ermitaños propician la formación de cadenas de intercambio de conchas entre quienes atienden estos sitios (McLean, 1974).

Por último, en condiciones limitantes de conchas, los cangrejos ermitaños pueden obtener este recurso a través de interacciones intra e inter-específicas, formando agregaciones donde a través de conductas antagónicas se induce al contrincante a combatir por este recurso (Hazlet, 1966a; Hazlet, 1968a; Tricarico y Gherardi, 2006). Las interacciones antagónicas entre los ermitaños en los sitios de agregación implican inversión energética (Hazlet, 1968b), además, es una actividad riesgosa ya que un cangrejo al intercambiar su concha queda expuesto al ambiente y a sus depredadores y es muy probable que la concha con la que se haya quedado no sea la adecuada para este individuo, por lo que le proporcionaría una desventaja al perdedor. Aunque es una actividad costosa, de esta forma el recurso en cuestión es distribuido entre la población (Vance, 1972; Scully, 1979; Bertness, 1981b; Hazlet, 1981), lo cual explica el por qué un cangrejo con una concha adecuada lleva un estilo de vida solitario, ya que al agregarse podría arriesgarse a perder su concha a causa del combate con otros cangrejos (Gherardi y Vannini, 1992).

La población de *C. californiensis* en Troncones, Guerrero, está sujeta a presiones ambientales entre las que destaca el fuerte impacto hidrodinámico del oleaje (Casillas, 2011) y el riesgo de depredación (Arce y Alcaraz, 2011) además de que la disponibilidad de conchas parece estar limitada (existe una proporción considerable de individuos que ocupan conchas dañadas o rotas).

Es importante conocer la estrategia de adquisición de conchas de *C. californiensis* para saber con que otros organismos se relacionan estos cangrejos, dependiendo de las cualidades de las conchas que portan, ya que se ha demostrado que la cualidad, tamaño y especies de conchas proporcionan una distinta adecuación para los ermitaños.



OBJETIVOS

Objetivo general

Estimar la respuesta conductual de *C. californiensis* ante diferentes agrupaciones de organismos que emulen sitios donde este cangrejo podría encontrar conchas vacantes en su ambiente natural. De esta manera, explicar cuáles son las estrategias utilizadas por los ermitaños de esta población para obtener el recurso y si la ocupación de conchas inadecuadas favorece esta conducta.

Objetivos particulares

-Conocer a través de experimentos *in situ* si *Calcinus californiensis* se relaciona a sitios de depredación de gasterópodos ó a sitios de agregación de gasterópodos sin señales de depredación dentro de su hábitat.

-Determinar si los cangrejos ermitaños que acuden a estos sitios son aquellos que ocupan conchas inadecuadas en cuanto a sus cualidades de tipo (especie) o de talla.

-Estimar si esta respuesta de agregación es dependiente del sexo de los organismos.

-Evaluar a través de experimentos controlados el tiempo de atención de *C. californiensis* a los siguientes estímulos: 1) depredación de gasterópodos, 2) agregación de gasterópodos y 3) agregaciones de conespecíficos. Estimar cuál de éstos provoca una mayor respuesta en los cangrejos ermitaños y si esta respuesta concuerda con el experimento *in situ*. Así como determinar si la calidad de la concha ocupada (talla adecuada o ajustada) modifica el tiempo de atención con los estímulos presentados.

HIPÓTESIS

Los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* tendrán una rápida y mayor respuesta de atracción a los sitios de depredación de gasterópodos en comparación con los otros sitios (agregación de gasterópodos y agregaciones de cangrejos ermitaños); debido a que en los sitios de depredación de gasterópodos hay emisión de materia en descomposición, lo cual puede ser señal para los ermitaños de una fuente de adquisición de conchas que involucra menor gasto energético. Adicionalmente, la atracción hacia los sitios de depredación de gasterópodos se incrementará cuando los cangrejos ermitaños porten conchas inadecuadas, ya que estas propician la búsqueda de un nuevo recurso que pueda brindarles mayor beneficio.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Tanto el trabajo *in situ*, como la recolecta de los organismos que se utilizaron en los experimentos de laboratorio se llevaron a cabo en la localidad de Troncones, en el estado de Guerrero. La playa de Troncones se localiza en la región de Costa Grande, municipio de La Unión de Isidoro Montes de Oca, hacia el noroeste de Zihuatanejo. De acuerdo a las cartas geológicas del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) se encuentra ubicado entre (17° 47' 35" N y 101° 44' 46.6" O; Fig. 5). El clima característico de la región es cálido-sub húmedo, con lluvias en verano (Aw, wi), la playa está situada en mar abierto, con un oleaje que varía de moderado a fuerte (García et al. 2004).

El litoral rocoso de la playa de Troncones presenta una pendiente promedio de 28.4°, está compuesto por rocas sedimentarias e ígneas del cuaternario, las cuales presentan montículos de textura áspera, estructura compacta y gran cantidad de fisuras (García et al., 2004). Durante la marea alta las grietas son parcialmente cubiertas formando numerosas pozas en la bajamar, dentro de las depresiones irregulares que se extienden a lo largo de la costa. Esta topografía provee protección a los organismos contra las corrientes producidas por el oleaje.

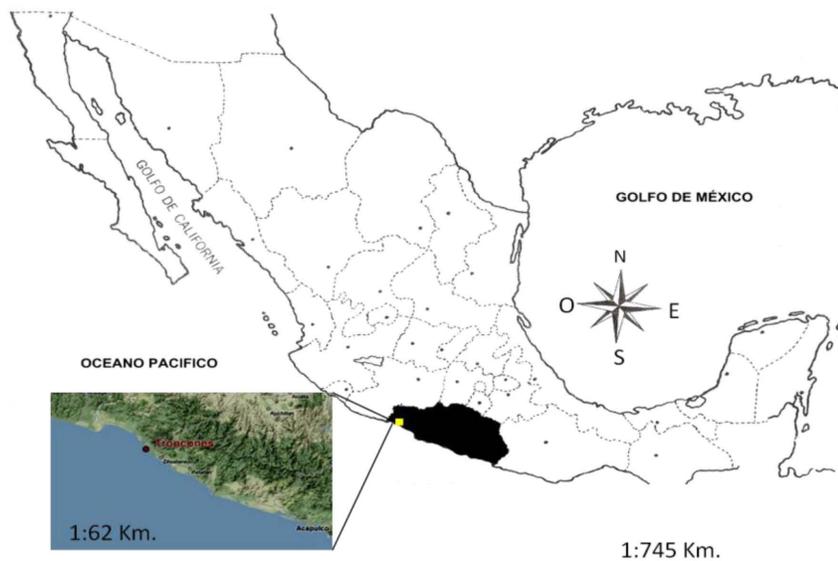


Fig. 5. Localización del área de estudio (intermareal rocoso de Troncones) al noroeste del estado de Guerrero. (Google-map data ©, 2009).



Experimento *in situ*

El experimento *in situ* se llevó a cabo en el intermareal rocoso dentro de la zona protegida del oleaje, durante el mes de febrero del año 2010. En esta zona se colocaron trampas para simular sitios de agregación de gasterópodos y sitios simulados de depredación de gasterópodos.

Como referencia para comparar la calidad y tipo de conchas que ocupaban los cangrejos que respondieron a los sitios experimentales, se caracterizó a la población de *C. californiensis* que habita en la zona protegida del oleaje. Para esto se realizó una recolecta a lo largo de un transecto paralelo a la línea de costa (a una distancia aproximada de 6 m), donde la profundidad media de la columna de agua es aproximadamente de 20 cm y la exposición al oleaje es suave, con velocidades menores de 0.3 m/s durante la marea baja (Casillas, 2011). La longitud de éste transecto fue de 100 m. Se recolectaron todos los cangrejos ermitaños que se encontraban en el transecto, se hicieron los registros de datos de estos organismos (ver Estimaciones merísticas), se registró la especie de gasterópodo a la que pertenecían las conchas que ocupaban y se regresaron a su ambiente.

Recolecta de organismos utilizados como estímulos

Los gasterópodos que se utilizaron como estímulos en esta fase experimental (agregación de gasterópodos y sitios de depredación) fueron recolectados a mano en la zona protegida del oleaje. Se seleccionó a los gasterópodos de la especie *Nerita scabricosta* Lamarck, 1822 ya que sus conchas son utilizadas frecuentemente por *C. californiensis* (Siliceo, 2009; Arce y Alcaraz 2011).

Los gasterópodos empleados para simular los sitios de depredación fueron llevados a la estación de trabajo y sacrificados a través del método de congelación (Rittschof, 1980b). Estos se mantuvieron a una temperatura de -3°C durante las 24 horas previas a las pruebas de este experimento y utilizados al menos 15 minutos después de extraerlos del congelador. Este procedimiento fue establecido por Tricarico y Gherardi (2006) y Tricarico et al. (2009), e indica que durante los primeros momentos de descomposición del tejido blando de los gasterópodos, se produce una señal química por la actividad enzimática que los cangrejos ermitaños perciben y a la que responden. Los gasterópodos que fueron utilizados para simular sitios de agregación de gasterópodos sin señal de depredación se recolectaron al menos dentro de los 15 minutos previos a cada prueba utilizando los mismos criterios.



Desarrollo experimental

Los estímulos se colocaron dentro de trampas de malla de 42 cm de largo, 24 cm de ancho y 24 cm de alto, las cuales se colocaron dentro de pozas de marea, sumergidas al menos en un 50% de su altura, a una distancia no menor a 2 metros entre ellas. Alrededor de cada trampa se montó un cuadrante utilizando una piola, dando un espacio de 30 cm. de distancia con cada pared (Fig. 6).

Cada una de las trampas que fueron utilizadas para simular sitios de depredación de gasterópodos ($n=15$), contenía 5 de los gasterópodos previamente congelados, dejándose descongelar durante la prueba (Tricarico et al., 2009); las trampas que simulaban agregaciones de gasterópodos ($n=15$), contenían 5 gasterópodos vivos. Las trampas usadas para las pruebas control no contenían ningún estímulo ($n=10$).



Fig. 6. Fotografía de una de las trampas experimentales colocadas en el sitio de trabajo.

El inicio de cada prueba fue marcado como el momento (hora exacta) en el que se colocó el estímulo dentro de la trampa de red. Cada una de estas fue observada durante los 10 minutos iniciales y posteriormente revisada cada 30 minutos, durante un tiempo total de 2 horas. Durante los períodos de observación se registró para cada trampa: 1) la latencia de respuesta, definida como el tiempo que



transcurrió desde el inicio de la observación hasta que el primer cangrejo ermitaño entrara al perímetro del cuadrante que rodeaba la trampa experimental. La latencia se estimó por medio de un cronómetro digital; 2) la asistencia, definida como el número de cangrejos que acudió a cada una de las trampas, cruzando el perímetro que las rodeaba durante el lapso de 2 horas que duró cada prueba en total (Tricarico y Gherardi, 2006; Tricarico et al., 2009).

Los cangrejos que acudieron a las trampas experimentales se recolectaron y mantuvieron en frascos individuales de vidrio (30 ml) dentro de cubetas con agua de mar y cubiertos con una malla sujeta por una liga, evitando así el intercambio de conchas por los cangrejos, pero permitiendo el recambio de agua y la oxigenación. Los frascos donde se encontraban los cangrejos ermitaños se trasladaron a la estación de trabajo, donde se mantuvieron en un tanque con agua de mar (30 L), con aireación constante por medio de bombas de aire y a temperatura ambiente ($28 \pm 1^\circ\text{C}$). Por último, tanto los organismos recolectados en cada prueba como las conchas que ocupaban fueron sujetos al registro de medidas merísticas.

Estimaciones merísticas

A los cangrejos recolectados se les despojó de su concha momentáneamente aplicando calor con una punta de pistola de silicón en el ápice hasta que éstos la abandonaran (Kellogg, 1977), este procedimiento se llevó a cabo cuidando de no aplicar el calor por tiempos prolongados, con el fin de no dañar a los organismos.

Los ermitaños se pesaron utilizando una balanza digital (OHAUS, Scout; ± 0.01 gr); se midió la longitud del cefalotórax con un vernier digital (± 0.01 mm) y se determinó el sexo por medio de la posición de los gonoporos. Las hembras presentan los gonoporos en la base del tercer par de pereiópodos, mientras que los machos presentan los gonoporos en el quinto par de pereiópodos (Mantelatto et al., 2009; Fig. 7).





Fig. 7. Fotografía de *Calcinus californiensis* sin portar concha, donde se muestra la longitud del cefalotórax.

Las conchas de gasterópodos que ocupaban los cangrejos ermitaños fueron identificadas por especie utilizando guías de identificación (Keen, 1971; Abbott, 1974); la sistemática fue actualizada de acuerdo a los criterios de Skoglund (2001). Si las conchas presentaban fracciones faltantes en una proporción mayor al 30%, entonces se les calificaba como conchas rotas, sin importar la especie (Fig. 8).

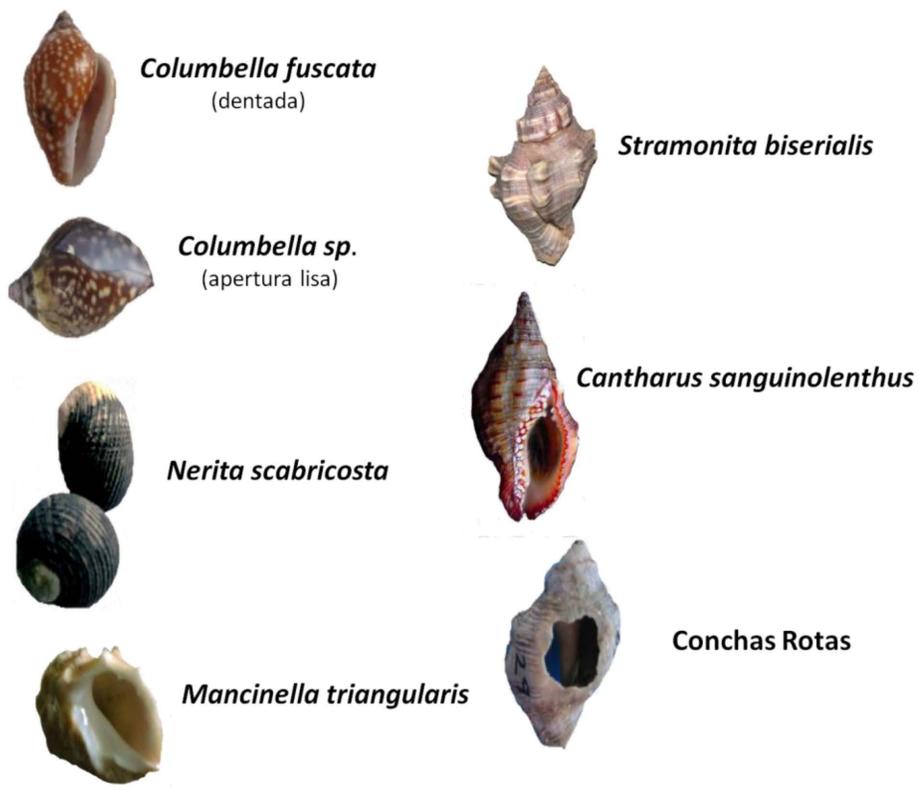


Fig. 8. Tipo de conchas encontradas con mayor frecuencia en Troncones, Guerrero.



Las conchas se pesaron en una balanza digital (OHAUS, Scout ± 0.01 g) y se registraron las siguientes medidas morfométricas: 1) largo total de la concha (porción que va desde el ápice de la concha hasta el canal sifonal, sobre el eje antero posterior de la columela); 2) ancho de la apertura (porción que se encuentra entre el labio exterior de la concha y el labio columelar); 3) largo de la apertura (que se encuentra desde el primer surco del estoma hasta la primera porción del canal sifonal). Las medidas se estimaron utilizando un vernier digital (± 0.01 mm; Denadai et al., 2004; Fig.9).

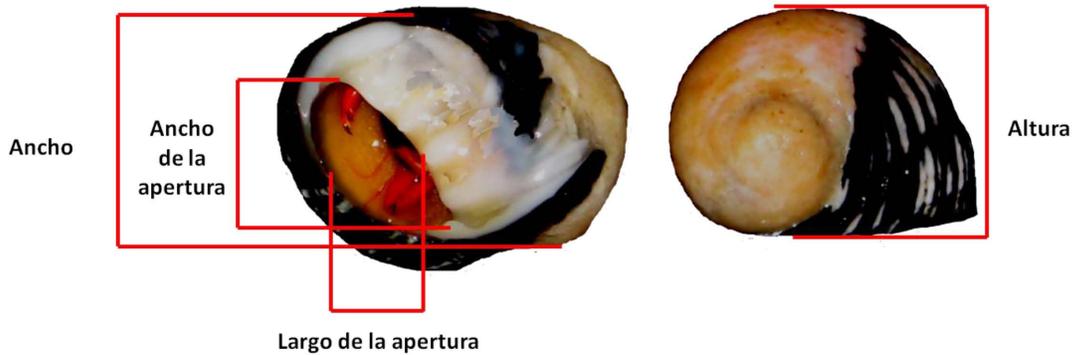


Fig.9. Registros métricos tomados de la concha de *Nerita scabricosta*.

Análisis de datos

Tanto la latencia como la asistencia de los cangrejos ermitaños a las trampas experimentales fueron comparadas entre los diferentes estímulos (agregación de gasterópodos, depredación de gasterópodos y trampas control) a través de la prueba de Modelos Lineales Generalizados Univariada ($\alpha= 0.05$)

La frecuencia (proporción) de ocupación de conchas de los cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas experimentales se comparó con la frecuencia de ocupación de los diferentes tipos de conchas de la muestra de la población de *C. californiensis* que habita en la zona protegida del oleaje. Esto se llevó a cabo a través de una prueba de independencia (Chi cuadrada; $\alpha= 0.05$). Adicionalmente, se estimó la proporción de hembras, hembras ovígeras, machos y juveniles de cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas experimentales y se comparó también con la población de ermitaños en el sitio de estudio por medio de la comparación de frecuencias a través de una comparación de proporciones o Prueba de Z.



A través de modelos de regresión lineal se estimó la relación de la talla (peso, longitud del cefalotórax) de los cangrejos asistentes a las trampas experimentales con la talla (peso, longitud de la apertura o de la longitud total) de la concha que ocupaban (**modelo 1**). Esto se llevó a cabo para cada una de las conchas de las especies de gasterópodos utilizadas con mayor frecuencia por los ermitaños de esta población (Fig. 8), obteniendo así seis modelos en total.

Con el fin de estimar si los cangrejos que respondieron a las trampas de gasterópodos portaban conchas inadecuadas (en términos de ajuste) se comparó para cada uno de estos seis tipos de concha el **modelo 1** con los modelos correspondientes para la población de *C. californiensis* en Troncones, Guerrero, que fueron obtenidos anteriormente por nuestro grupo de trabajo (Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.). Así, para cada tipo de concha se hizo un análisis por medio de dos pruebas de comparación de pendientes. Primero, con el modelo de ocupación de cada concha en particular en la zona protegida del oleaje (**modelo 2**); segundo, con el modelo que muestra la talla preferida para cada tipo de concha, obtenido de experimentos de selección por talla (**modelo 3**; Arce y Alcaraz, 2011).

Experimento controlado

El experimento controlado se realizó para estimar la respuesta a los mismos estímulos presentados en los experimentos *in situ*, eliminando la posibilidad de que la atracción de los cangrejos ermitaños hacia los gasterópodos en descomposición o vivos haya sido por alguna causa diferente a la necesidad de recambio de conchas (por ejemplo la alimentación).

Recolecta, mantenimiento y aclimatación de los organismos

Los cangrejos ermitaños (*C. californiensis*) y los gasterópodos (*N. scabricosta*) que se utilizaron en esta fase experimental fueron recolectados a mano, tal como se describe anteriormente (ver Experimento *in situ*). Se aseguró que los cangrejos recolectados presentaran todos sus apéndices, no mostraran parásitos evidentes, falta de coloración o presentaran alguna lesión. Asimismo, se utilizaron organismos que ocuparan conchas que no estuvieran dañadas o rotas.

Los cangrejos ermitaños se mantuvieron en frascos individuales y cubiertos con una malla sujeta con liga, como se describe en el experimento *in situ*. Estos fueron sumergidos en agua de mar a temperatura



ambiente en un tanque común (30 L), que se mantuvo con aireación y corriente de agua constantes por medio de bombas de aire y cabezas de poder, respectivamente. Los ermitaños se alimentaron con un pellet de alimento comercial para organismos bentónicos (alimento particulado 0.25 gr; “New Life Spectrum Lg. Fish Formula”) por individuo, cada segundo día. A los ermitaños se les retiraban diariamente los desechos acumulados dentro del frasco.

También se mantuvo a los gasterópodos (*N. scabricosta*) en el laboratorio. Debido a que son habitantes de la zona del supralitoral en el intermareal, no se encuentran dentro del agua en su medio natural, por lo que se mantuvieron en un tanque común (2 L) que fue llenado solo en un 30% de su capacidad con agua de mar oxigenada por medio de bombas de aire y a temperatura ambiente. Se les alimentó con hojuelas de peces “Tetramin” y nutrientes de macro algas “Reef care”.

Asignación de la concha (adecuada y ajustada)

Se realizaron estimaciones de la talla de los cangrejos ermitaños, registrando el peso (± 0.01 gr) y la longitud del cefalotórax (± 0.01 mm; Fig. 7), con el fin de asignar a los organismos experimentales conchas de diferente ajuste como tratamientos experimentales. Las conchas asignadas fueron obtenidas de colectas anteriores, proporcionadas por el laboratorio de Ecofisiología, en la Facultad de Ciencias, UNAM; también se registró su peso.

En este experimento realizado en laboratorio, se llevaron a cabo 2 tratamientos; en el primero se asignó a los organismos experimentales ($n= 70$) una concha adecuada a su talla, mientras que en el segundo se asignó al mismo número de cangrejos ($n= 70$) una concha que fuera 50% ajustada con respecto a su talla (Fig. 10). La selección de cangrejos ermitaños para asignarlos a ambos tratamientos fue al azar. Para la asignación de la talla de las conchas a los cangrejos ermitaños de acuerdo a los tratamientos antes mencionados, se utilizó el modelo que muestra la preferencia de talla de concha del gasterópodo *N. scabricosta* por el ermitaño *C. californiensis*. Este modelo describe la relación entre el peso del cangrejo y el peso de la concha seleccionada cuando los cangrejos ermitaños permanecen con acceso a conchas de todas las tallas disponibles durante 48 horas. Esta ecuación se obtuvo a partir de experimentos preliminares de selección de talla realizados en el Laboratorio de Ecofisiología en la Facultad de



Ciencias, UNAM (Arce y Alcaraz, 2011). La ecuación que describe esta relación es: $y = 2.97(x) + 0.16$, donde y es el peso de la concha adecuada y x representa el peso del cangrejo.

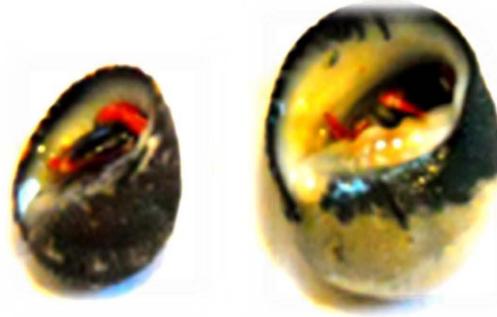


Fig. 10. Esta figura muestra dos individuos (*C. californiensis*) de talla similar ocupando conchas de *N. scabricosta* de talla 50% ajustada (izquierda) y adecuada con respecto a su peso (derecha).

Descripción del sistema experimental

Los experimentos se realizaron en un tanque de plástico de forma rectangular (45 cm de largo, 20cm de ancho y 25 cm de alto), con arena al fondo y dividido en tres compartimientos. Se utilizaron dos porciones de malla de plástico para dividir el tanque experimental con dos compartimientos externos (10 cm de largo). Las mallas impedían el paso de los cangrejos ermitaños y de los gasterópodos al compartimiento central pero permitían el recambio de agua a través de ella y así las sustancias químicas y visuales de los estímulos. En los compartimientos externos se colocaron aireadores con piedras de difusión que oxigenaron el agua y facilitaron el flujo de ésta en el tanque. El compartimiento central (25 cm de largo) se dividió en tres secciones utilizando marcas en la cara externa del tanque, de manera que no interfirieran con el movimiento de los organismos experimentales pero visibles para el observador. Las secciones externas fueron asignadas como un área de respuesta ante cada uno de los estímulos en los extremos. La sección central se designó como una zona neutral, donde los cangrejos ermitaños no estaban respondiendo ante ninguno de los estímulos. De esta manera, el observador podía establecer la posición del cangrejo focal en el compartimiento central sin alterar su conducta. El tanque experimental se mantuvo con agua de mar artificial a 35 ups y a $\pm 28^{\circ}\text{C}$ (Fig. 11).





Fig. 11. Esquema del tanque experimental mostrando los compartimientos externos donde se colocaron los estímulos de manera asimétrica y el compartimiento central, donde se colocó inicialmente a un cangrejo ermitaño en cada una de las pruebas realizadas.

Diseño experimental

La respuesta de agregación de *C. californiensis* se evaluó al colocar combinaciones de pares de estímulos en los extremos del tanque experimental. Los arreglos fueron los siguientes:

- 1) Simulando **agregaciones de cangrejos ermitaños**: uno de los compartimientos externos con 5 cangrejos ermitaños vivos de la especie *C. californiensis* (AC; ocupando conchas de talla adecuada) vs. compartimiento vacío en el otro extremo (sin organismos; AC-S).
- 2) Simulando **agregaciones de gasterópodos** sin señal de depredación: en un compartimiento externo 5 gasterópodos vivos (AG; *N. scabricosta*) vs. compartimiento vacío en el otro extremo (sin organismos; AG-S).
- 3) Simulando **sitios de depredación de gasterópodos**: en uno de los compartimientos externos 5 gasterópodos muertos (DG; *N. scabricosta*) vs. compartimiento vacío (sin organismos; DG-S).
- 4) Pruebas control (ningún estímulo en ambos compartimientos).



En cada serie de experimentos se alternó el orden de colocación de los estímulos en los extremos del tanque experimental, eliminando así un sesgo en la respuesta por parte del cangrejo debido a la dirección del estímulo. En un orden azaroso, el 50% de los experimentos se realizó colocando el estímulo a probar en el compartimiento externo derecho, mientras que en la otra mitad de las pruebas se colocó a los estímulos de manera inversa.

Desarrollo experimental

Las conchas de talla adecuada para el peso de los cangrejos fueron proporcionadas a un conjunto de 20 organismos, mientras que a otros 20 se les proporcionaron conchas de talla ajustada en un 50%. Esto se repitió para cada estímulo (AC-S, AG-S, DG-S y control). Los ermitaños permanecieron con la concha asignada en un periodo mínimo de 48 horas previas al experimento, permaneciendo separados en frascos de vidrio con una malla e inmersos en un tanque de agua de mar con las mismas características fisicoquímicas descritas previamente.

El tanque experimental mantuvo las características físico-químicas similares a las del tanque de mantenimiento. Se colocaron los diferentes estímulos, que procuran incitar la conducta de agregación de los cangrejos focales en los compartimientos externos del tanque. En el compartimiento central se colocó al cangrejo a evaluar encerrado dentro de un cilindro de PVC (3 cm de diámetro), con perforaciones que permitían la circulación de agua externa durante 10 minutos como periodo de aclimatación al tanque experimental (Fig. 11). Posteriormente se liberó al cangrejo focal para evaluar su respuesta ante los estímulos, momento en el que inició el conteo de tiempo. Se registró el tiempo de permanencia de cada cangrejo ermitaño focal dentro de las diferentes secciones centrales del tanque experimental. Esto se llevó a cabo utilizando un cronómetro digital.

Análisis de Datos

El tiempo de permanencia de los ermitaños se comparó de acuerdo a la posición del estímulo focal en los experimentos realizados. Es decir, se estimó si existen diferencias en la respuesta de los cangrejos ermitaños de los experimentos en los cuales el estímulo focal se encontraba del lado derecho con aquellos en los que el estímulo se encontraba del lado izquierdo del observador. De esta manera, al no presentarse diferencias fue posible tratar a todos los casos como una misma muestra experimental. Esto



se llevó a cabo a través de la prueba no paramétrica para la comparación de muestras independientes de Mann-Whitney.

Para estimar el efecto del ajuste de la concha en el tiempo de permanencia de *C. californiensis* con los diferentes estímulos (AC, CG, DG) se realizó un análisis de modelos lineales generalizados (GLM; $\alpha=0.05$). Posteriormente se realizó una prueba post hoc (Tukey HSD) para estimar las diferencias en el tiempo de permanencia entre los estímulos en cada uno de los tratamientos.

RESULTADOS

Experimento *In Situ*

Los cangrejos ermitaños llegaron antes a las trampas que simulaban sitios de depredación de gasterópodos (latencia promedio= 6.36 ± 1.79 min ES), que a las trampas que simulaban agregación de gasterópodos (latencia promedio= 51.09 ± 13.02 min ES; $F_2=25.671$; $p= 0.000$ min). A las trampas control no asistió ningún organismo (Fig. 12).

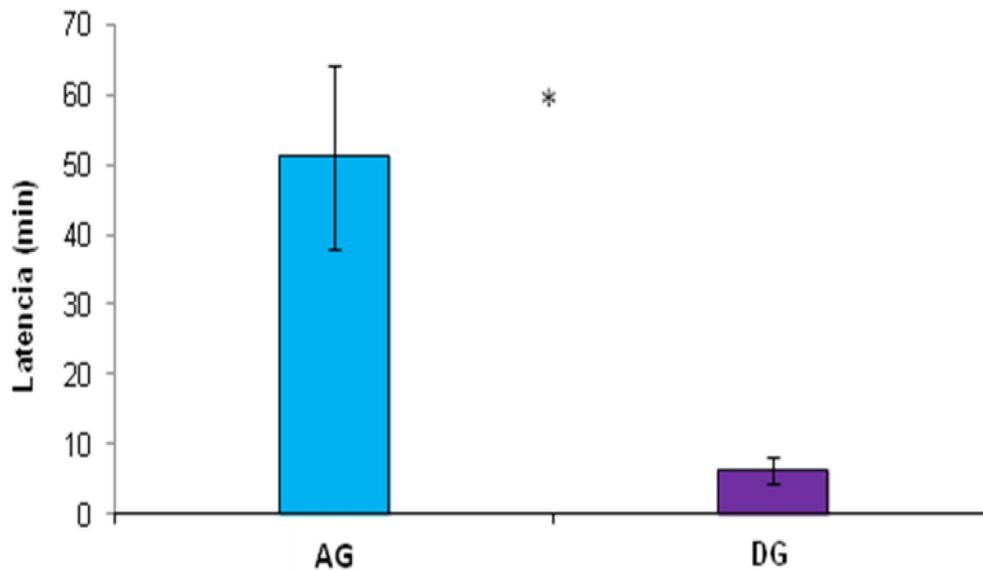


Fig. 12. Tiempo promedio de latencia de los cangrejos ermitaños en asistir a las trampas experimentales utilizando los estímulos que simulaban sitios de depredación de gasterópodos DG y sitios de agregación de gasterópodos AG. Las diferencias significativas se indican con un asterisco.



La asistencia de los cangrejos ermitaños fue mayor en las trampas experimentales DG (n= 198) que en las trampas con el estímulo AG (n= 15) y a las trampas control no asistió ningún cangrejo ermitaño ($F_2= 37.753$; $p= 0.000$; Fig. 13).

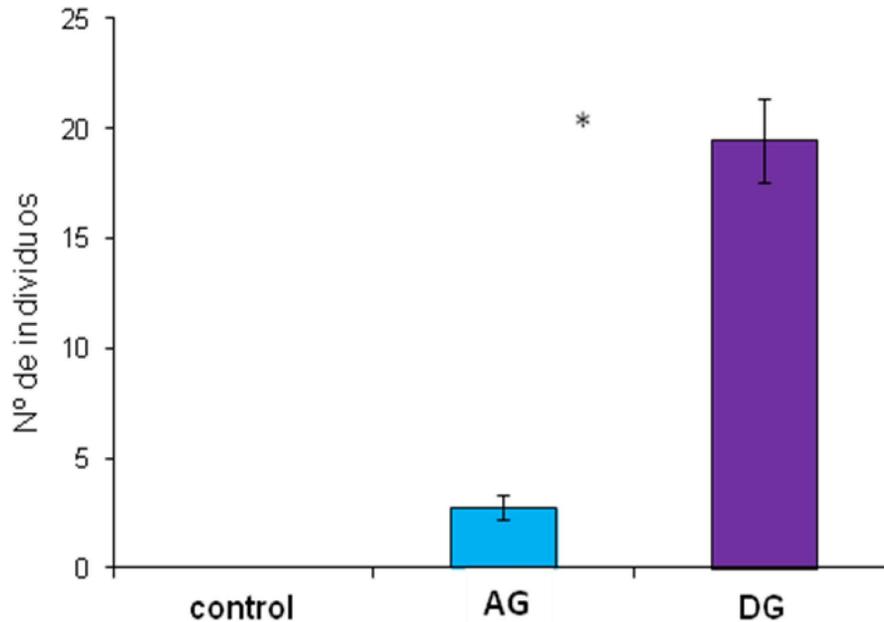


Fig. 13. Promedio del número de cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas experimentales con diferentes estímulos (control, agregación de gasterópodos AG y sitios simulados de depredación de gasterópodos DG). El asterisco señala que existen diferencias significativas entre los estímulos AG y DG.

Los cangrejos ermitaños tuvieron una respuesta considerablemente mayor a las trampas experimentales DG, por lo que sólo se usaron los datos de estas trampas para comparar el tipo de conchas que ocupaban los cangrejos ermitaños que asistieron a los estímulos DG y la ocupación de los ermitaños en el sitio de estudio. Dicha comparación mostró una independencia en cuanto a la ocupación de tipos de concha entre estos dos grupos ($\text{Chi}^2= 27.6_{(6, 0.05)}$; $p < 0.005$).

Respecto a la ocupación de los tipos de conchas por los cangrejos ermitaños en el sitio de estudio, los organismos que asistieron a las trampas experimentales ocupaban en menor proporción conchas de las especies *Cantharus sanguinolentus* y *Mancinella triangularis*, mientras que los organismos que atendieron a las trampas DG ocupando conchas de la especie *Nerita scabricosta*, fue similar a la proporción de



ocupación de esta concha en el sitio de estudio. Los cangrejos ocupando conchas rotas ó de las especies *Stramonita biserialis*, *Columbella fuscata* y *Columbella sp.*(apertura lisa) fueron los que más asistieron a las trampas experimentales DG (Fig. 14).

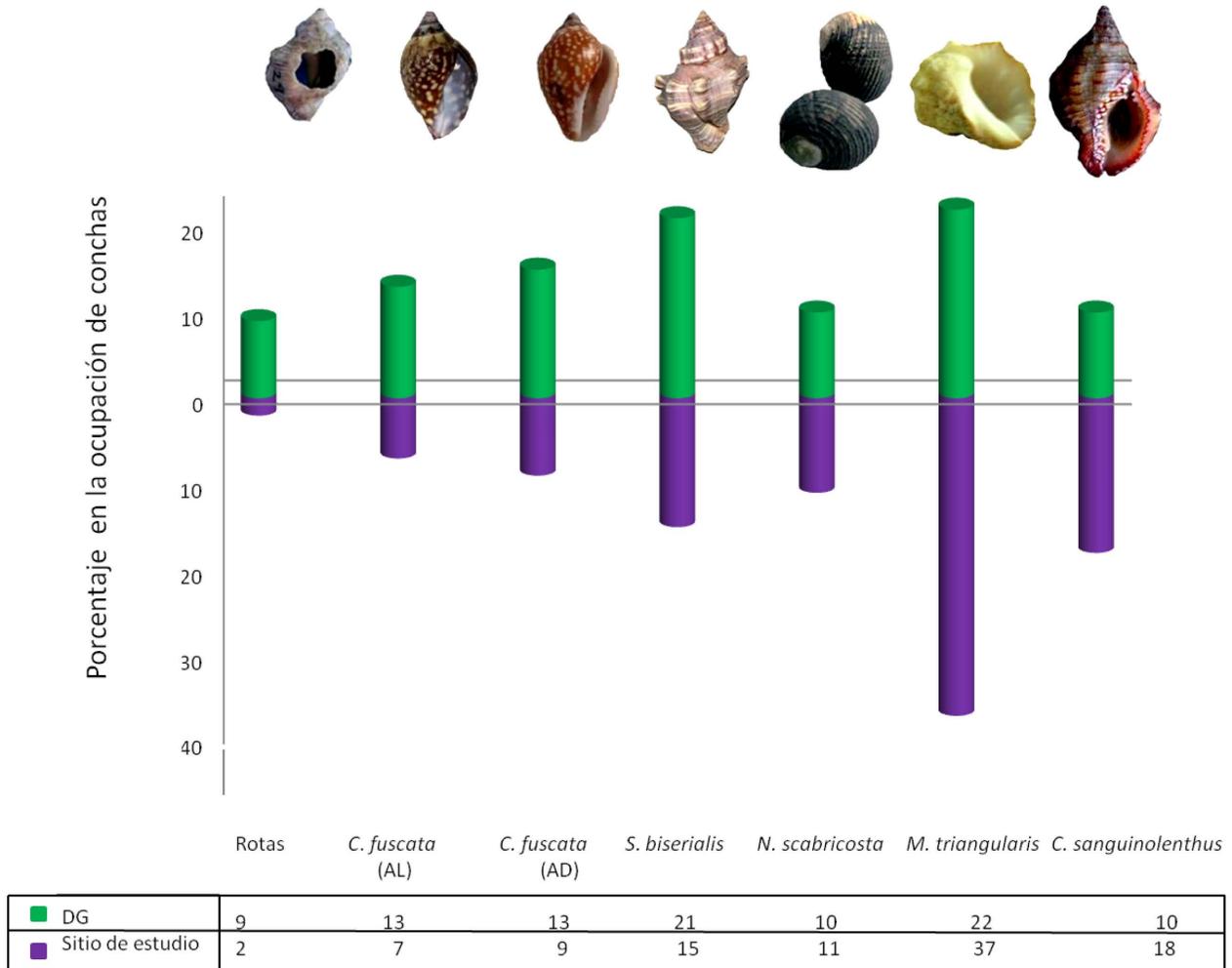


Fig. 14. Porcentaje de ocupación de diferentes tipos de conchas por los cangrejos ermitaños que llegaron a las trampas experimentales con el estímulo de depredación de gasterópodos (barras verdes) y frecuencia de organismos ocupando diferentes tipos de conchas en el sitio de estudio (barras moradas).

Las hembras ovígeras acudieron con mayor frecuencia a las trampas DG con respecto a la población muestreada en el sitio de estudio SE, mientras que los machos y juveniles acudieron en menor frecuencia a las trampas DG y las hembras no ovígeras acudieron en proporciones similares a las trampas DG, en comparación con el sitio de estudio ($p < 0.005$; Tabla 1).



Tabla 1. Proporción (%) y número absoluto (entre paréntesis) de los sexos y estadios de los cangrejos ermitaños *C. californiensis* que acudieron a las trampas experimentales que simulan sitios de depredación de gasterópodos (DG) y los cangrejos encontrados en el Sitio de estudio (SE). Análisis de Chi cuadrada, mostrando la independencia entre estos dos grupos.

Muestra poblacional	Machos	Hembras	Hembras Ovígeras	Juveniles	Chi cuadrada $\chi^2= 26.187$ $g.l.=3$ $P<0.005$
SE	51 (42)	15 (13)	4 (4)	28 (23)	
DG	37 (44)	11 (13)	35 (42)	16 (19)	

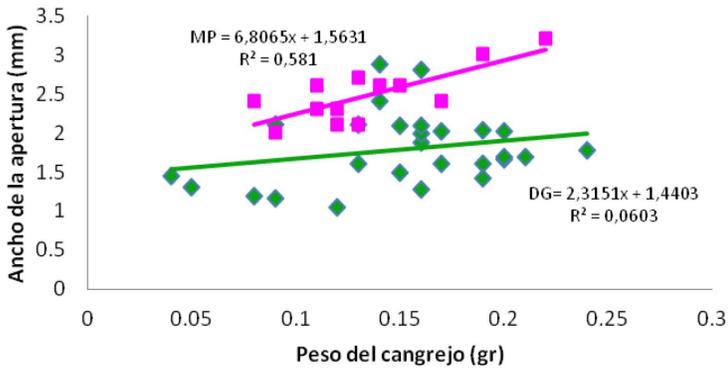
El ajuste de conchas es la talla relativa de las conchas de gasterópodo con respecto a la talla de los cangrejos ermitaños. El ajuste de conchas que tenían los ermitaños que asistieron a las trampas DG no mostró diferencias con el ajuste de las conchas ocupadas por parte de los cangrejos colectados en el sitio de estudio, ni con el ajuste óptimo de las conchas seleccionadas por los cangrejos ermitaños de manera experimental. El ajuste óptimo de conchas para los ermitaños conforman los modelos de preferencia MP de *C. californiensis* (Arce y Alcaraz, 2011; Tabla 2; Fig. 15).

Tabla 2. Análisis de comparación de pendientes entre el uso de talla de las conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas con el estímulo Depredación de Gasterópodos con: 1) el uso de tallas de conchas ocupadas por los cangrejos en el Sitio de Estudio y 2) con el uso de tallas de conchas ocupadas por los ermitaños en los experimentos de selección de conchas por *C. californiensis*, las cuales denotaban las tallas de conchas preferidas.

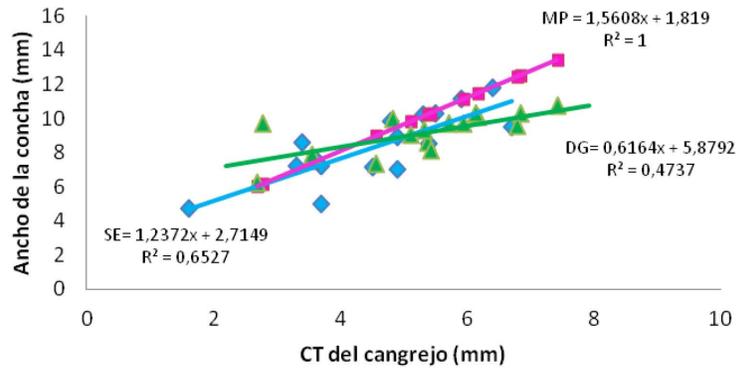
Conchas ocupadas	Conchas ocupadas en el sitio de estudio			Conchas ocupadas en experimentos de selección		
	<i>t</i>	<i>g.l.</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>g.l.</i>	<i>p</i>
<i>Columbella fuscata</i> (apertura dentada)	1.953	37	2.026	–	–	–
<i>Columbella sp.</i> (apertura lisa)	-0.079	28	2.048	-0.372	24	2.063
<i>Cantharus sanguinolentus</i>	1.94	33	2.035	0.52	27	2.052
<i>Nerita scabricosta</i>	0.971	33	2.035	0.22	27	2.052
<i>Mancinella triangularis</i>	-0.294	72	1.99	0.183	49	2.01
<i>Stramonita biserialis</i>	-1.919	30	2.04	-0.555	35	2.03



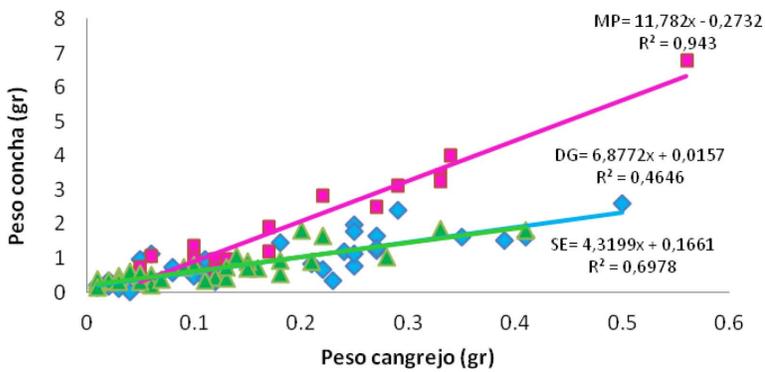
***Columbella* (apertura dentada)**



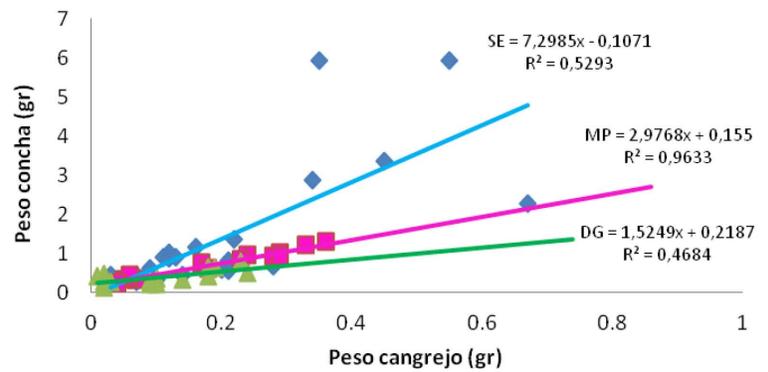
***Columbella* (apertura lisa)**



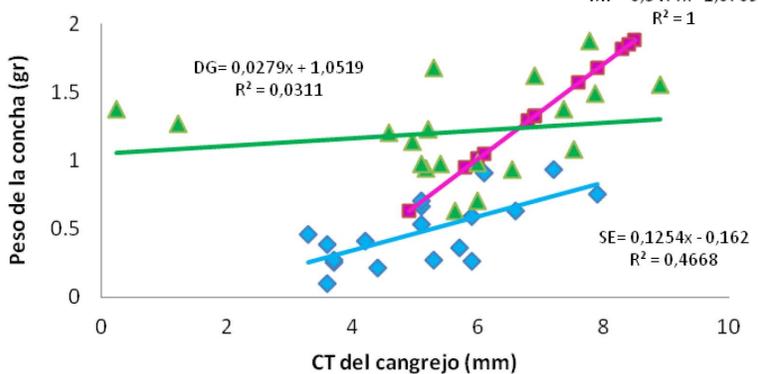
Mancinella triangularis



Nerita scabricosta.



Cantharus sanguinolentus



Stramonita biserialis

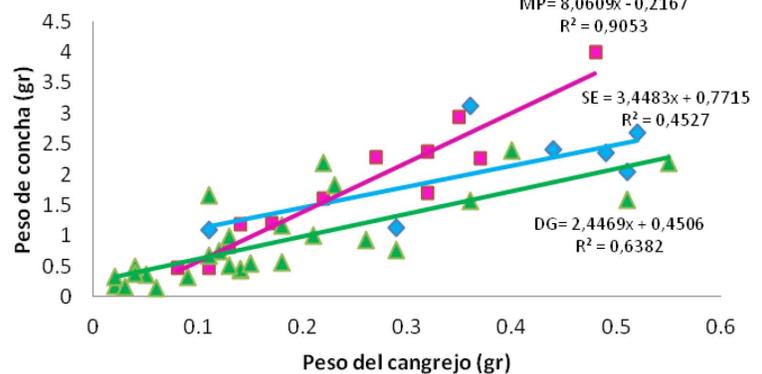


Fig. 15. Modelos que muestran la relación entre la talla de la concha (ancho de la concha, el ancho de la apertura o peso) de las conchas ocupadas por los ermitaños con la talla (longitud del cefalotorax o peso) de *C. californiensis* en: 1) tallas de conchas preferidas por los cangrejos ermitaños en experimentos de selección de conchas, (línea rosa, cuadros rosas; Arce y Alcaraz, 2011), 2) tallas de conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños que asistieron a las trampas con el estímulo depredación de gasterópodos (línea verde, triangulos verdes) y 3) tallas que ocupan los cangrejos ermitaños en el sitio de estudio (línea azul, rombos azules). Los Modelos muestran las 6 especies de conchas de gasterópodo más ocupadas por *C. californiensis*.



Experimento controlado

El ajuste de la concha en el tiempo de permanencia de los cangrejos ermitaños ante los diferentes estímulos muestra diferencias significativas (AC, CG, DG; Pillai's Trace $F= 3.542$; $p= 0.009$), donde se observa que los cangrejos que portaban conchas adecuadas no mostraron una preferencia hacia ningún estímulo ($F_2= 0.650$; $p= 0.526$; Fig. 16), mientras que el tiempo de atención de *C. californiensis* a los estímulos fue mayor en los cangrejos que portaban conchas ajustadas ($F_2= 7.165$; $p= 0.002$; Fig. 17).

Los ermitaños que portaban conchas ajustadas permanecieron un tiempo similar ante los estímulos que simulaban agregaciones de cangrejos ermitaños y agregaciones de gasterópodos sin señal de depredación ($p=0.134$). Asimismo ocurrió entre los estímulos que simulaban agregaciones de gasterópodos y sitios de depredación de gasterópodos ($p=0.168$). Sin embargo, el tiempo de permanencia de los ermitaños ante los estímulos que simulaban sitios de depredación de gasterópodos fue significativamente mayor que en las pruebas en las que se utilizó a los ermitaños conespecíficos como estímulo ($p= 0.001$; Fig. 17).

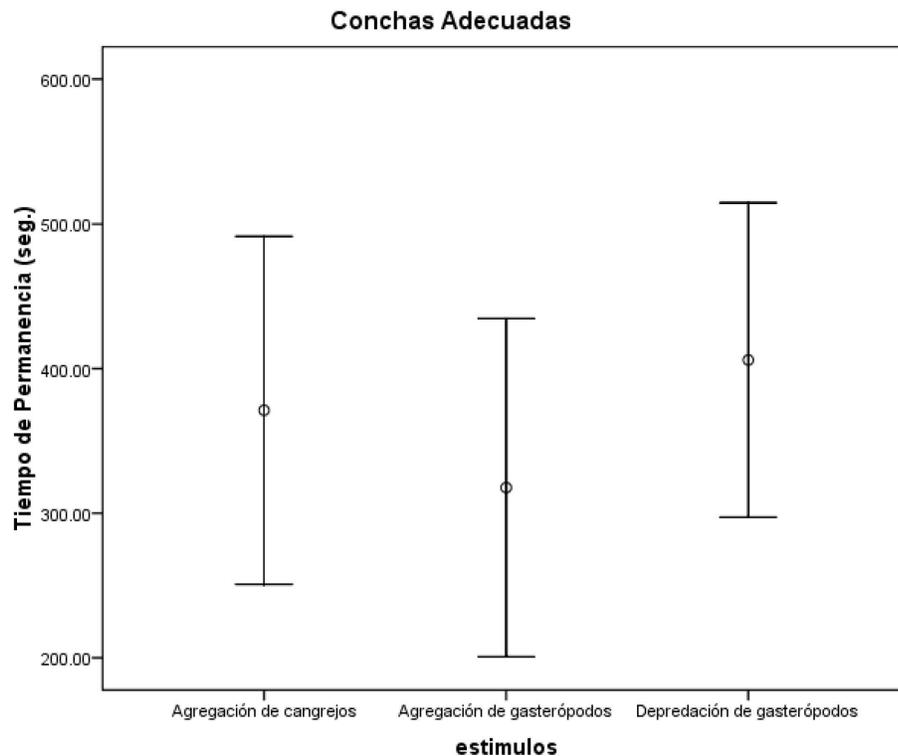


Fig. 16. Tiempo de permanencia de los cangrejos ermitaños focales al ocupar conchas adecuadas ante los estímulos que simulan: agregaciones de cangrejos ermitaños conespecíficos, agregaciones de gasterópodos y sitios de depredación de gasterópodos.



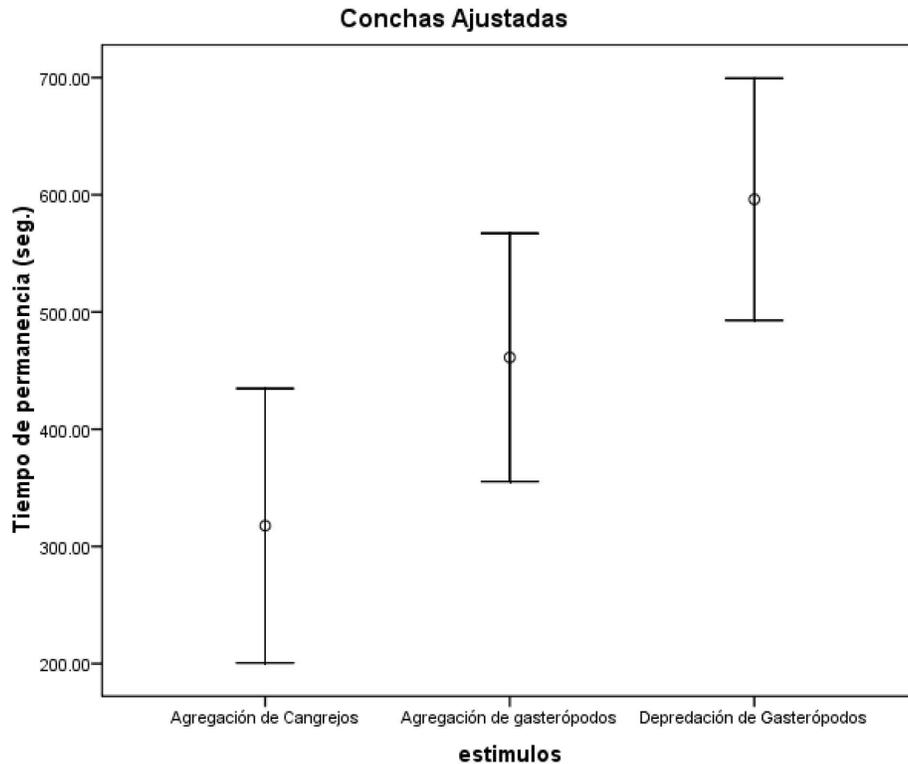


Fig. 17. Tiempo de permanencia de los cangrejos ermitaños al ocupar conchas ajustadas ante los estímulos que simulaban: agregaciones de cangrejos, agregaciones de gasterópodos y sitios de depredación de gasterópodos.

DISCUSIÓN

Los cangrejos ermitaños (*Calcinus californiensis*) respondieron en mayor grado a los sitios simulados de depredación de gasterópodos, ya que asistió un mayor número de cangrejos ermitaños atraídos a las trampas con este estímulo, en comparación con aquellas que simulaban agregaciones de gasterópodos. Además, esta respuesta fue más rápida a los sitios de depredación de gasterópodos, mostrando tiempos de latencia más cortos. De acuerdo con estudios previos (Hazlett, 1996a; Rittschof, 1980b) los cangrejos ermitaños responden ante la percepción química de las enzimas que se activan al descomponerse los tejidos de los gasterópodos después de la muerte y esta señal química es referente para que los cangrejos ermitaños se desplacen buscando conchas vacantes (Rittschof, 1980a; Rittschof y



Hazlett, 1977; Rittschof y Cohen, 2004), por lo que atrajo rápidamente a los cangrejos. En los trabajos de Tricarico y Gherardi, (2006) y Tricarico et al., (2009), se utilizó un método similar al de este trabajo la respuesta de dos especies de cangrejos ermitaños *Pagurus longicarpus* Say, 1817 y *Clibanarius erythropus* Latreille, 1818 ante diferentes estímulos. Tricarico y Gherardi, (2006) reportaron que *P. longicarpus* no respondió ante los estímulos provenientes de gasterópodos en descomposición, ni a las agregaciones de conespecíficos, si no que la táctica más utilizada para la obtención de conchas fue la locomoción de exploración. Sin embargo, los mismos autores (Tricarico et al., 2009) señalan posteriormente que otra especie, *C. erythropus*, respondió fuertemente ante el estímulo de gasterópodos en estado de descomposición, formando agregaciones en estos sitios de depredación. Estos trabajos sugieren que la conducta de búsqueda de recursos para los cangrejos ermitaños es un carácter que puede modificarse de acuerdo con la disponibilidad de conchas vacantes en el medio, así como por otros factores como es la habilidad de los cangrejos ermitaños en detectar las señales tanto químicas, como visuales y mecánicas de la presencia en el medio de conchas de gasterópodos vacantes (Lee, 2008).

En Playa Troncones, Guerrero las conchas vacantes son limitadas y *C californiensis* las obtiene principalmente por medio de la detección y el pronto acercamiento a los sitios de depredación de gasterópodos. De acuerdo a algunos autores, estos sitios podrían funcionar como “bancos de conchas” permitiendo que los cangrejos ermitaños potencialicen su oportunidad de obtener un nuevo recurso (McLean, 1974; Rittschof, 1980a; Rittschof, 1980b; Gilchrist y Abele, 1984). Los cangrejos ermitaños al encontrar una concha nueva se produce un efecto que regula el ajuste y condición del recurso entre los integrantes de una población (Scully, 1979). Además existen diversos estudios donde se ha constatado que los cangrejos ermitaños forman agregaciones dentro de los sitios de depredación de gasterópodos y estas agregaciones favorecen la formación de procesos de cadenas de conchas vacantes, dando beneficios a un gran número de cangrejos ermitaños (McLean, 1974; Hazlett, 1978; Chase et al., 1988; Rittschof et al., 1992; Gherardi y Vannini, 1992; Hazlett., 1996 a; Robbins y Bell, 2004).

Los cangrejos ermitaños en los experimentos controlados fueron alimentados previamente, para comprobar que la asistencia a los sitios con el estímulo depredación de gasterópodos se mantiene ante el requerimiento de una concha nueva y no por otros factores como la búsqueda de alimento. Los experimentos controlados mostraron que el tiempo de permanencia de los ermitaños fue también mayor



hacia el estímulo DG y con una mayor relevancia al portar conchas ajustadas al 50%, lo cual sugiere que los cangrejos ermitaños que atienden los sitios de depredación son los que ocupan una concha inadecuada

En las trampas experimentales donde se colocaron gasterópodos vivos como estímulo para simular una agregación de gasterópodos, atendieron menos cangrejos ermitaños y en un tiempo prolongado posiblemente a que la señal química de los gasterópodos vivos no garantiza para los cangrejos ermitaños la oportunidad de adquirir una concha nueva, dado a que no se ha reportado que los cangrejos ermitaños depreden a los gasterópodos para ocupar sus conchas en el medio natural (Laidre, 2011).

En el experimento controlado, los cangrejos ermitaños *C. californiensis* mostraron interés hacia el estímulo de agregación de gasterópodos solo al portar una concha ajustada pero en una proporción menor a la mostrada ante el estímulo de DG. Algunos autores sugieren que los cangrejos ermitaños pueden relacionarse a las agregaciones de gasterópodos al representar una potencial fuente de conchas vacantes (Spight, 1985). Según Spight (1985) los cangrejos pueden detectar a los gasterópodos que están a punto de morir, por lo que esperan cerca de ellos, hasta que las conchas estén disponibles. Una alternativa a esta respuesta, tanto en el experimento controlado, como en el *in situ*, es que a pesar de emplear gasterópodos que no mostraran daños visibles en los experimentos, no conocemos si padecían alguna enfermedad ó anomalía y posiblemente los cangrejos ermitaños pudieron detectar estos síntomas (Laidre, 2011).

En el experimento donde se colocaron cangrejos ermitaños para simular agregaciones de conspécificos los cangrejos focales no mostraron permanencia a estas agregaciones, posiblemente a que la interacción entre ermitaños sea negativa dado a que se generarían combates por la concha (Hazlett, 1968 a). Aunque en los sitios de depredación se agregan los cangrejos ermitaños para intercambiar las conchas, la competencia es menor, ya que los cangrejos ermitaños en conchas dañadas como la mayoría de los que acuden a estos sitios tienen una conducta que incrementa el intercambio de conchas (McClintock, 1985) sin involucrar altos niveles de competencia interespecífica (Vance, 1972; Bertness, 1981; Scully, 1983), a diferencia de los cangrejos en conchas adecuadas (Gilchrist y Abele, 1984) como las de los cangrejos ermitaños que se colocaron para provocar el estímulo de agregación de cangrejos ermitaños.



En las trampas control, *C. californiensis* no mostró ningún interés, tanto en el experimento *in situ*, como en el controlado, lo cual es un buen referente para poder decir que las sustancias químicas y visuales expuestas en este trabajo fueron buenas, ya que los cangrejos las detectaron y fueron un buen estímulo para poder atraer a estos organismos.

Los cangrejos ermitaños muestran una orientación química, discriminando entre las diferentes señales como los olores (Mesce, 1993), por lo que cada estímulo proporciona para los cangrejos ermitaños un referente a sus necesidades, obteniendo así un gran contraste en la asistencia a las diferentes trampas experimentales, por lo cual solo se trabajo con los datos de las trampas experimentales que representaban a los sitios de depredación de gasterópodos, ya que en las trampas con el estímulo de agregación de gasterópodos acudieron muy pocos individuos.

Los cangrejos ermitaños que asistieron a los sitios simulados de depredación de gasterópodos mostraron un patrón de ocupación de conchas diferente al que ocupan en la población en la zona de muestreo. La proporción de individuos que asistió a estas trampas experimentales DG y que ocupaban conchas rotas fue 4.5 veces mayor, así como fue 2 veces mayor la asistencia de *C. californiensis* ocupando conchas de la especie *Columbella fuscata*, de apertura lisa. Se ha reportado que las conchas dañadas proporcionan a los ocupantes desventajas metabólicas (Alcaraz y Kruesi, 2011), posiblemente debido a las limitaciones locomotoras y de forrajeo que estas les confieren. Adicionalmente, estudios previos en los que se evaluó la preferencia por conchas de gasterópodos de esta población de *C. californiensis* en Troncones reportaron que *C. fuscata* con apertura lisa es el último tipo de concha en la cadena de preferencia (Arce y Alcaraz, 2011), posiblemente debido a que esta concha representa un mayor riesgo para los ermitaños en términos de depredación ya que *C. fuscata* tiene una menor dureza que las otras conchas usadas por *C. californiensis* en este sitio (observaciones personales), por el contrario, los individuos que ocupaban conchas de las especies preferidas como *Cantharus sanguinolentus* y *Mancinella triangularis* acudieron a las trampas en menor proporción que la de su ocupación en el sitio de estudio. Así, los resultados en este estudio mostraron que los cangrejos que acudieron a las trampas que simulaban sitios de depredación de gasterópodos mostraron una proporción en ocupación inversa al orden de la cadena de preferencia de las especies de conchas utilizadas por esta especie en el intermareal rocoso de Troncones. La ocupación de conchas inversa a la preferencia de conchas por *C. californiensis* sugiere que los cangrejos ermitaños en



el estudio *in situ*, acudieron a las trampas experimentales debido a la necesidad de recambiar sus conchas.

En este experimento se observó que las especies de las conchas tienen una gran influencia en la selección por parte de los cangrejos ermitaños, ya que en el artículo de Yoshino et al. (2001) se menciona que cada especie de concha proporciona ventajas o desventajas específicas para los cangrejos ermitaños y que dependiendo de cada característica de las conchas, como es el peso, volumen, tamaño de la concha, apertura, entre otras características y/o las combinaciones de estas, serán evaluadas por los cangrejos (Childress, 1972; Vance, 1972; Fotheringham, 1976 a, b; Mitchell, 1976; Bertness, 1981 a, b, Yoshino et al, 1999; Yoshino et al. 2001).

La selección de una concha también se ve influenciada por el sexo y estadio de los cangrejos ermitaños (Reese, 1962; Hazlett, 1981; Dominciano y Mantelatto, 2004), ya que el requerimiento de conchas es diferente para cada individuo. Se ha reportado que los machos prefieren conchas más pesadas, mientras que las hembras buscan formas características de las conchas como la apertura y el volumen interno, las cuales están relacionadas con el número de puesta y el tamaño de los huevecillos (Dominciano y Mantelatto, 2004). En este experimento se observó que los organismos que acudieron a las trampas DG fueron principalmente machos, posteriormente hembras ovígeras, juveniles y por último hembras no ovígeras. Los resultados mostraron que en proporción, la población experimental y la muestra de la población del sitio de estudio fueron diferentes. Sin embargo, la mayor diferencia se encontró entre las hembras que cargaban puestas, ya que a las trampas experimentales asistieron nueve veces más hembras ovígeras que las muestreadas en el sitio de estudio, las cuales bajo condiciones controladas seleccionan conchas con un volumen interno 36% mayor al de las conchas ocupadas en el campo (Observaciones personales).

En la ontogenia de los cangrejos ermitaños se verán limitados por los diferentes tamaños de las conchas disponibles, ya que estos no son miembros de una talla permanente. Se ha reportado que el ajuste de la concha en los cangrejos ermitaños también afecta el interés en la búsqueda de una nueva concha (Reese, 1962; Hazlett, 1981; Tricarico y Gherardi, 2006, Tricarico et al., 2009), sin embargo generalmente son pocos los cangrejos ermitaños en el campo que ocupan conchas de talla adecuada, ya que las conchas vacantes son escasas (Vance, 1972; Kellogg, 1976; Bertness, 1980; Floeter et al., 2000). En este estudio



se encontraron diferencias en las especies de conchas utilizadas por los individuos que acudieron a las trampas experimentales pero no por el ajuste de las mismas. Los modelos de ajuste de conchas de los cangrejos ermitaños que acudieron a los sitios simulados de depredación de gasterópodos fueron similares a los modelos de ajuste de ocupación en el sitio de estudio pero tampoco difirieron de los modelos de preferencia realizados bajo condiciones controladas (Arce y Alcaraz, 2011).

Al no encontrarse diferencias entre el ajuste de la talla de los cangrejos y el ajuste del tamaño de las conchas puede deberse a que en esta población y durante esta temporada de evaluación la disponibilidad de tallas de conchas no era limitada. Los cangrejos de una población tienen distintos rangos de tallas, de manera que algunos miembros de la población estarán más limitados que otros de acuerdo a la disponibilidad de tallas de conchas, lo que causará distintos cuellos de botella poblacionales en los diferentes estadios de vida de los cangrejos ermitaños (Halpern, 2004). Adicionalmente, la relación entre las tallas de los cangrejos y las tallas de las conchas disponibles varía de manera temporal conforme varía la población total de cangrejos ermitaños (Scully, 1979) y a su vez dependerá de las estructuras poblacionales de los gasterópodos de la zona y de su tasa de mortalidad (Spight, 1985). Así, la disponibilidad relativa de conchas podría cambiar de manera temporal en función de la talla de los cangrejos en esta población de la playa Troncones, sin embargo esto aun no ha sido evaluado.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que *C. californiensis* acude más a los sitios con el estímulo DG, posiblemente por tener un mayor requerimiento de obtener otra concha. Los ermitaños que acudieron a estos sitios en su mayoría tienen conchas dañadas y de las especies de conchas menos seleccionadas. Las conchas dañadas tienden a disminuir potencialmente la adecuación de los cangrejos y así mismo se ha reportado que cada especie de concha brinda ventajas sobre otras aumentando o disminuyendo la adecuación de los cangrejos (Scully, 1979; Coté et al., 1998). Es por ello que posiblemente los cangrejos prefieran recambiar sus conchas en cuanto al tipo de conchas que en cuanto al ajuste de estas.



CONCLUSIONES

- I. Los cangrejos ermitaños respondieron mayormente ante los estímulos de gasterópodos muertos en conchas no adecuadas. En los experimentos de laboratorio se comprobó que la asistencia a estos sitios es para poder recambiar sus conchas y obtener una concha más adecuada a las necesidades de los cangrejos que la ocupan.
- II. La ocupación de los diferentes tipos de conchas por parte de los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* que asistieron a las trampas experimentales simulando sitios de depredación de gasterópodos se relaciono inversamente con la secuencia de preferencia de conchas.
- III. Los cangrejos ermitaños tienden a recambiar sus conchas para adquirir una concha más adecuada en cuanto a las especies de conchas y sus cualidades que en cuanto al ajuste de las conchas que ocupan.
- IV. Únicamente los cangrejos ermitaños en concha ajustada atienden a sitios con gasterópodos vivos, en los experimentos de laboratorio.
- V. Los cangrejos ermitaños no atienden a sus conoespecificos, independientemente de la concha que ocupan.
- VI. La necesidad de una concha adecuada es un factor que puede explicar la relación con gasterópodos muertos generando patrones de agregación de ermitaños en el campo.



BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, R.T. (1974). "American sea shells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America". Van Nostrand Reinhold Company. 2da. Edición. Nueva York.
- Abrams, P. (1978). "Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards)". *Oecologia*. 34: 239-253.
- Abrams, P. (1980). "Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community". *Oecologia*. 46: 365-379.
- Alcaraz G., K. Kruesi. (2011). "Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis*". , *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 412: 20-26.
- Álvarez, F. y J. L. Villalobos. (1996) "Decapoda". 433-438. En: González, S. E. Dirzo y R. Vogt (Eds.) Historia Natural de los Tuxtlas. UNAM, 89 pp.
- Arce E. y G. Alcaraz (2011). "Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone". *Scientia Marina*. 75 (1): 121-128.
- Bertness, M.D. (1980). "Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama". *J. Mar. Biol. Ecol.* 48: 1-16.
- Bertness, M. D. (1981a) "Conflicting advantage in resource utilization: the hermit crab housing dilemma". *America Nature*. 118: 432-437.
- Bertness, M. D. (1981b). "The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size". *Crustaceana*. 40: 197-205
- Bertness, M.D., (1981c). "Predation, physical stress and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community". *Ecology*. 62: 411-425.
- Bertness, M. D. (1982). "Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison". *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 64: 159-187.
- Biagi, R., A. L. Meireles y F. L. Mantelatto. (2005). "Bio-ecological aspects of the hermit crab *Paguristes calliopsis* (Crustacea, Diogenidae) from Anchieta Island, Brazil". Programa de Pós-Graduação em Ciências. 78 (3): 451-462.



- Brusca R. C. y G. J. Brusca. (2003). "Invertebrates". Sinauer. Segunda Edición. 895.
- Borjesson, D. L. y W. A. Szelistowski. (1989). "Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* Stimpson in a tropical mangrove estuary". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 133: 213-228.
- Boycott, B. B., (1954). "Learning in *Octopus vulgaris* and other cephalopods". *Publ. Stn. Zool. Napoli.* 25: 61-93.
- Caine, E. A. (1976). "Relationship between diet and the gland filter of the gastric mill in hermit crabs (Decapoda.Paguroidea)". *Crustaceana.* 31: 312-313.
- Casillas Pérez Barbara Elisa (2011) "Distribución de *Calcinus californiensis* en el intermareal: Hidrodinámica y comportamiento". Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 69.
- Chapple W. D. (2002). "Mechanoreceptors innervating soft cuticle in the abdomen of the hermit crab, *Pagurus pollicarus*". *J Comp Physiol A.* 188: 753–766.
- Chase, I.D., M. Weissburg, T.H. Dewitt. (1988). "The vacancy chain process: a new mechanism of resource distribution in animals with application to hermit crabs". *Animal Behaviour.* 36: 1265–1274.
- Childress, J. R. (1972). "Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab". *Ecology*, 53: 960-64.
- Connell, J. H. (1972). "Community interaction on marine rocky intertidal shores". *Annual Review Ecology Systematics*, 3: 169-192.
- Conover, M. R. (1978). "The importance of various shell characteristics to the shell-selection behavior of hermit crabs". *J. Mar. Biol. Ecol.* 32 (13): 1-42
- Côté I. M., B. Reverdy y P. K. Cooke (1998). "Less choosy or different preference? Impact of hypoxia on hermit crab shell assessment and selection". *Animal Behaviour.* 56: 867-873.
- Denadai M. R., A. C. Amaral y A. Turra. (2004). "Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda)". *J. Natural History.* 38: 1695–1710.
- Denny, M. W. y S. Gaines, (1990). "On the prediction of maximal intertidal wave forces". *Limnology Oceanography.* 35 (1): 1-15.



- Dominciano L., y F. Mantelatto. (2004). "The influence of shell species and size on the shell selection pattern of *Paguristes tortugae* (Decapoda, Diogenidae) from Anchieta Island (Ubatuba, Brazil)". *Iheringia, Sér. Zool.* 94 (4): 1-4.
- Floeter S., R. Nalesso, M. Rodríguez y A. Turra. (2000). "Patterns of Shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil". *J. Mar. Biol.* 80: 1053-1059.
- Fotheringham, N. (1976a). "Population consequences of shell utilization by hermit crabs". *Ecology.* 57: 570–578.
- Fotheringham, N. (1976b). "Effects of shell stress on the growth of hermit crabs". *J. Exp. Mar. Biol Ecol.* 23: 299-305.
- García, I. S., R. Flores-Garza, P. Flores-Rodríguez y A. Valdes (2004). "Densidad y tallas de *Plicopurpura patula pansa* relacionadas con el sustrato y el oleaje en la costa rocosa de Guerrero, México". *Hidrobiológica.* 14 (002): 127-136.
- Gherardi, F. y M. Vannini. (1992). "Hermit crabs in a mangrove swamp: clustering dynamics in *Clibanarius laevimanus*". *Mar. Behav. Physiol.* 21: 85–104.
- Gilchrist, S. (1984). "Specificity of hermit crab attraction to gastropod predation sites". *J. Chem. Ecol.* 10: 569–582.
- Gilchrist, S. y L. G. Abele. (1984). "Effects of sampling method on the estimation of population parameters in hermit crabs". *J. Crust. Biol.* 4: 645-654.
- Halpern B.S. (2004). "Habitat bottlenecks in stage-structured species: hermit crabs as a model system". *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 276: 197–207.
- Hazlett, B.A. (1966a). "Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab *Calcinus tibicen*". *Z. Tierpsychol.* 23: 655–671.
- Hazlett B. A. (1968a). "The Effect of Shell Size and Weight on the Agonistic Behavior of a Hermit Crab". *Ethology.* 27(3): 369-374.
- Hazlett, B. A. (1970). "Tactile stimuli in the social behavior of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridae)". *Behaviour.* 36: 20-48.
- Hazlett, B.A. (1978). "Shell exchanges in hermit crabs: aggression, negotiation or both?" *Anim. Behav.* 26: 1278–1279.



- Hazlett, B.A. (1980). "Communication and mutual resource exchange in North Florida hermit crabs". *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 177-184.
- Hazlett, B. A (1981) "The behavioral Ecology of hermit crabs". *Annual Review of Ecology and Systematic.* 12: 1-22.
- Hazlett, B. A. (1988). "Behavioral plasticity as an adaptation to a variable environment. In behavioral adaptations of the intertidal life" 312-332.
- Hazlett, B.A. (2000). "Responses to single and multiple sources of chemical cues by New Zealand crustaceans". *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 34: 1-20.
- Hendrickx, M.E. (1995). "ANOMUROS. Guía FAO para la Identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-Oriental." 1: 539-564.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2011). México. Disponible en: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm5/viewer.html>
- Ingle, R. (1993). "Hermit crabs of the Northeastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea: an illustrated key". *Chapman & Hall Identification Guides.* 6: 495.
- Keen M.A. (1971). "Sea shells of tropical West America". Stanford, 2º edición.
- Kellogg, C. W. (1976). "Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs." *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 22: 101-111.
- Kellogg, C. W. (1977). "Coexistence in a hermit crab species ensemble". *Biol. Bull.* 153: 133-144.
- Kuris, A. M. y M.S. Brody. (1976). "Use of principal components analysis to describe the snail shell resource for hermit crabs". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 22: 69-77.
- Laidre M. (2011). "Ecological relations between hermit crabs and their shell-supplying gastropods: Constrained consumers". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 397: 65-70.
- Lee B. W. (2008). "Contextual Decision Hierarchies In the Hermit Crab, *Pagurus samuelis*. CHAPTER I. Introduction to Hermit Crab Behavior". Tesis para Doctorado en filosofía en Biología. Universidad Loma Linda. 162.
- McClintock, T. S. (1985). "Effects of shell condition and size upon the shell choice behavior of hermit crab". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88: 211-285.



- McLaughling, P. A. (2003). Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. *Memoirs of Museum Victoria* 60(1): 11-144.
- McLean, R. (1974). "Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods". *Experientia*. 30: 206–208.
- McLean, R. (1983). "Gastropod shells: a dynamic resource that helps shape benthic community structure". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 69: 151-174.
- Mantelatto, F. L. M. y L. M. Sousa. (2000). "Population biology of the Atlantic hermit crab *Paguristes tortugae* (Anomura, Diogenidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil". *Nauplius*. 8 (2): 185-193.
- Mantelatto, F.L., M.A. Scelzo y C.C. Tudge. (2009). "Morphological and morphometric appraisal of the spermatophore of the southern hermit crab *Isocheles sawayai* Forest and Saint Laurent, 1968 (Anomura: Diogenidae), with comments on gonopores in both sexes". *Zoologischer Anzeiger*. 248: 1-8.
- Martin J. W. y G. E. Davis. (2001). "An Updated Classification of the Recent Crustacea". Natural History Museum of Los Angeles County. *Science*. Series 39
- Mesce, K., (1993). "Morphological and physiological identification of chelar sensory structures in the hermit crab *Pagurus hirsutiussculus* (Decapoda)". *J. Crust. Biol.* 13: 95-110.
- Mitchell, K. A. (1976). "Shell selection in the hermit crab *Pagurus bembardus*". *Mar. Biol.* 35: 335-343.
- Moore, R. C. y L. McCormick. (1969). "General features in Crustacea" In *Treatise on invertebrate paleontology, part R, Arthropoda*. 4° Ed. Geological Society of America and the University of Kansas.
- Pechenik, J.A. y S. Lewis. (2000). "Avoidance of drilled gastropod shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus* at Nahant, Massachusetts". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253: 17–32.
- Poupin J. y J. M. Bouchard. (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): 465-486.
- Provenzano A. (1962). The Larval Development of *Calcinus tibicen* (Herbst) (Crustacea, Anomura) In The Laboratory. *Biol. Bull.* 123 (1): 179-202.
- Reese, E. S. (1962). "Shell selection behavior of hermit crabs". *Animal Behaviour*. 10: 347-360.



- Reese, E. S. (1963). "The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs". *Behaviour*. 21: 78-126.
- Rittschof, D. (1980a). "Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to gastropod predation sites". *J. Chem. Ecol.* 6: 103–118.
- Rittschof, D. (1980b). "Enzymatic production of small molecules attracting hermit crabs to simulated predation sites". *J. Chem. Ecol.* 6: 665–676.
- Rittschof, D., D.W. Tsai, P.G. Massey, L. Blanco, Jr. Kueber y Jr. Haas. (1992). "Chemical mediation of behavior in hermit crabs: alarm and aggregation cues". *J. Chem. Ecol.* 18: 959–984.
- Rittschof, D. y B.A. Hazlett. (1997). "Behavioural responses of hermit crabs to shell cues, predator haemolymph and body odour". *J. Mar. Biol. Assoc.* 77: 737–751.
- Rittschof, D. y J.H. Cohen. (2004). "Crustacean peptide and peptide-like pheromones and kairomones". *Peptides*. 25: 1503–1516.
- Rutheford, J.D. (1977). "Removal of living snails from their shells by a hermit crab". *Veliger*. 19: 438–439.
- Robbins, B.D. y S.S. Bell. (2004). Relationships between a hermit crab and its shell resource, spatial patterns within a seagrass dominated landscape. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 221-227
- Sarmiento O.F. (2001). "Diccionario de ecología: Paisajes, Conservación y Desarrollo Sustentable para Latinoamérica". Ed. Abya-Yala. Quito.
- Scully, E. P. (1979). "The effects of gastropod shell availability and habitat Characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus*. Say". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 139-52.
- Siliceo del Barrio D. L. (2009). "Distribución y ocupación de conchas de gasterópodos por el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* en Troncones, Guerrero". Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, 48.
- Spight T. (1985). "Why small hermit crabs have large shells". *Res. On Popul. Ecol.* 27: 39-54.
- Tricarico, E. y F. Gherardi. (2006). "Shell acquisition by hermit crabs: which tactic is more efficient?" *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 492–500.
- Tricarico, E., S. Bertocchi, S. Brusconi, L. A. Chessa. y F. Gherardi. (2009). "Shell recruitment in the Mediterranean hermit crab *Clibanarius erythropus*". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381: 42-46.



- Turra, A. y F. Leite. (2000). "Clustering behavior of hermit crabs (decápoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at sao Sebastiao, southeastern Brazil". *Rev. Brasil. Biol.* 60 (1): 39-44.
- Vance, R.R. (1972). "The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs". *Ecology.* 53: 1075–1083.
- Yoshino, K., S. Goshima, S., Nakao. 1999. The interaction between shell size and shell species preferences of the hermit crab *Pagurus filholi*. *Benthos Res.* 54 (1), 37- 44.
- Yoshino, K., S. Goshima y O. S. Nakao. (2001). "Funtional roles of gasteropod shells in the hermit crab *Pagurus filholi*: Effects of Shell size and species on fitness". *Benthos Research.* 56 (2): 87-93.
- Zar, J.H. (1999). "Biostatistical

