



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CONSECUENCIAS DEL USO DE CONCHAS ROTAS SOBRE
LA ESTRUCTURA DE LAS CADENAS DE VACANCIA Y
LOS BENEFICIOS QUE OBTIENE LA POBLACIÓN DE
Calcinus californiensis.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

(B I Ó L O G A)

P R E S E N T A:

BRENDA MARÍA EUGENIA TOLEDO ROJAS



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. KARLA KRUESI CORTÉS
(2014)**



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

Toledo

Rojas

Brenda María Eugenia

Tel. 0445529692598

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

306314229

2.- Datos del tutor

Dra.

Karla

Kruesi

Cortés

3.- Datos del sinodal 1

Dr.

Alejandro

Córdoba

Aguilar

4.- Datos del sinodal 2

Dr.

José

Luis

Villalobos

Hiriart

5.- Datos del sinodal 3

Dra.

Alicia

Cruz

Martínez

6.- Datos del sinodal 4

Dra.

Laura Roxana

Torres

Avilés

7.- Datos del trabajo escrito

Consecuencias del uso de conchas rotas sobre la estructura de las cadenas de vacancia y los beneficios que obtiene la población de *Calcinus californiensis*.

2014

69 pp.

Agradecimientos

A mi mamá Maruja, tengo que decir que su terquedad, fortaleza y todos sus cuidados fueron esenciales para recorrer este camino. Muchas gracias Maruja.

A Don Pedrito, gracias por tu apoyo en todos mis estudios, yo sé que a veces no entendías de lo que hablaba pero aún así me escuchaste, gracias por tus enseñanzas y por tus abrazos invaluable. Gracias papá.

A mis hermanos Carlos y Alex, es un placer desayunar y bromear con ustedes, los primeros amigos en mi vida.

A mis abuelas María Eugenia y Soledad, gracias por haberme cuidado tanto cuando lo necesité.

A mi tía abuela Eliuth, una abuela para mí en todos los sentidos, nunca dejaré de agradecer tu amor, aceptación, tu confianza en mi y tus pláticas tan bonitas.

A mi abuelito Pedro, fue un honor conocerte y eres un ejemplo de fortaleza, te llevo en mi corazón y gracias por querer tanto a tu muchachita.

A mi tía Tere, nunca podré agradecerte tu apoyo en todo momento desde que nací, eres una gran persona con una sonrisa maravillosa, gracias Tere.

A mi tía Paty y mi tío Jaime, los quiero mucho, tío gracias por tu apoyo a mi familia, tía no tengo palabras para agradecerte tantas cosas.

A Pablito, gracias por estar conmigo en los buenos y malos momentos de nuestro tiempo juntos, he aprendido mucho de ti, estoy segura que ese “supón que te creo” fue una excelente decisión, alguien así nunca se deja de querer, gracias por todo.

A todos mis primos les agradezco por que de cada uno he aprendido pequeñas cosas que no olvidaré: Mario, Jorge, Bere, Jonathan, Edgar, Leonardo, Carlo, Michelle, Anita; Key, eres una campeona, un gran ejemplo para todos nosotros.

Agradezco mucho a mi tutora y amiga Karla Kruesi, gracias por todo tu apoyo y atenciones que hicieron posible este logro, además de hacer este proceso enriquecedor y divertido.

De igual manera, agradezco a Guillermina Alcaraz, gracias por todo tu apoyo en todo momento, por unirnos como un grupo y las oportunidades brindadas en este tramo de mi vida.

Muchas gracias a mis compañeros de laboratorio: Naty, Leslie, Cynthia, Elsay, Fer, Gastón, Emilia, Isabel, Guille, Karla, gracias por permitirme conocer a este grupo de trabajo tan bonito y unido y saber que cada uno de nosotros aportamos algo diferente, permitiéndonos ser un grupo diverso.

A mis amigos: Isabel (Amiga, no tengo como agradecer tu tiempo, experiencias tan padres, consejos y gran apoyo, te quiero mucho!!!!), Molle (mi amigo hermano desde siempre, gracias!), Fernanda (Fer, ya casi al final te conocí, pero eres una gran amiga), Yared, Lilian, Aline, Itzela (Conchitas, en las buenas y en las malas siempre estaremos juntas), Marculis, Karen, Daniela, Anabaena, Ari, Sonia, Linda, Monse, Luis, Tere, Andrea, Tania, Fany, Laura, Marisol, sin duda tenerlos en este camino fue una experiencia única, gracias por todo y los quiero mucho.

A los miembros de mi comité, a la Dra. Alicia Cruz Martínez, al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, a la Dra. Roxana Torres, al Dr. José Luis Villalobos Hiriart. Gracias por sus aportaciones y correcciones a este trabajo. Agradezco mucho su atención.

A mi Facultad de Ciencias y todos los maestros que me permitieron aprender de ellos y de esta hermosa carrera sin duda. Gracias!

**Al proyecto CONACyT CB-2011-167915 por la beca otorgada durante la realización de esta tesis .
A los proyectos CONACyT CB-2011-167915 y PAPIIT-UNAM IN213112 por el financiamiento del proyecto.**

CONTENIDO

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Biología general de los cangrejos ermitaños.....	2
1.2. Ocupación de conchas de gasterópodos por los cangrejos ermitaños.....	4
1.3. Teoría de cadenas de vacancia.....	7
2. OBJETIVOS.....	11
2.1. Objetivo general.....	11
2.2. Objetivos particulares.....	11
3. HIPÓTESIS.....	12
3.1. Predicciones.....	12
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
4.1. Ambiente intermareal rocoso.....	13
4.2. Área de estudio.....	14
4.3. Recolección y mantenimiento de organismos.....	16
4.4. Determinación del sexo y medidas morfométricas.....	17
4.5. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en <i>Calcinus californiensis</i>	19
4.5.1. Diseño experimental.....	20
4.5.2. Análisis de datos.....	24
4.6. Cadenas de vacancia.....	26
4.6.1. Establecimiento de grupos para las cadenas de vacancia.....	26
4.6.2. Diseño experimental.....	30
4.6.3. Registro de conductas.....	31
4.6.4. Análisis de datos.....	33

5. RESULTADOS	37
5.1. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en <i>Calcinus californiensis</i>	37
5.2. Cadenas de vacancia.....	38
6. DISCUSIÓN	47
6.1. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en <i>Calcinus californiensis</i>	47
6.2. Cadenas de vacancia.....	49
7. CONCLUSIONES	58
8. REFERENCIAS	59

1. RESUMEN

Los cangrejos ermitaños poseen un abdomen blando, lo que los hace susceptibles a la variación en las condiciones del ambiente en el que habitan. Éstos se protegen habitando conchas de gasterópodos que muchas veces constituyen un recurso limitado. Los cangrejos ermitaños pueden obtener una nueva concha mediante combates físicos o participando en cadenas de vacancia que ocurren cuando un ermitaño ocupa una concha vacante y abandona la propia, que queda disponible para otro cangrejo ermitaño. El resultado es una secuencia de intercambios de dos o más participantes.

En *Calcinus californiensis*, el 10% de la población en la zona intermareal de Playa Troncones (Guerrero) utiliza conchas rotas que pueden ser hasta 12 veces más pesadas que el cangrejo que las porta. Estas disminuyen su locomoción, forrajeo y tasa metabólica, e imposibilitan a los individuos el obtener una nueva mediante el combate con otro individuo.

En este trabajo se evaluaron y compararon los beneficios del intercambio de conchas a través de cadenas de vacancia en cangrejos que ocupaban conchas intactas y conchas rotas, también se estimó si existieron diferencias conductuales entre los cangrejos participantes. La hipótesis del presente estudio predice que si la participación de los cangrejos ermitaños en las cadenas de vacancia constituye una interacción menos costosa que los encuentros agonísticos, los individuos portadores de un recurso inadecuado como las conchas rotas participarán y obtendrán beneficios en ellas a pesar de las limitaciones físicas que éstas les generan.

Se formaron grupos de cinco cangrejos con una talla decreciente ocupando conchas de la especie *Stramonita biserialis* de una talla ajustada para formar cadenas sincrónicas y asincrónicas. El incremento en el índice de ajuste de la concha fue utilizado al final del experimento para evaluar el valor del recurso obtenido. Se registraron y compararon conductas de investigación, agonísticas y de defensa.

Contrario a lo esperado, los cangrejos ermitaños que ocupaban conchas rotas no obtuvieron beneficios en las cadenas de vacancia, como sí ocurrió para los individuos que ocupaban conchas intactas. En las cadenas asincrónicas, los cangrejos de menor talla obtuvieron un mejor recurso y tuvieron una mayor frecuencia de actividad que en las cadenas sincrónicas. Los cangrejos que ocupan conchas rotas no presentan mayor actividad que los cangrejos que ocupan conchas intactas, disminuyendo sus oportunidades de aumentar el valor de su recurso, mientras que la presencia de cangrejos ocupando conchas rotas en ambientes con recursos limitados puede aumentar la oportunidad para otros individuos de incrementar el valor de su recurso a través de las cadenas de vacancia.

1. INTRODUCCIÓN

El concepto de recurso se refiere a todas las cosas que son consumidas por un organismo (Tilman, 1982), las cuales pueden ser esenciales o no esenciales (Begon et al., 2006). Generalmente los individuos de una misma especie demandan y consumen recursos muy similares para su supervivencia, crecimiento y reproducción, convirtiendo a dichos recursos en limitantes ya que se encuentran en una cantidad menor a la necesaria (Begon et al., 2006). Los recursos por los cuales los organismos compiten frecuentemente son alimento, agua, luz, suelo, nutrientes, espacio vital o territorio, así como sitios de nidificación y madrigueras (Tilman, 1982; Harper et al., 1991; Bazzaz, 1996; Veiga, 2013). Muchos de estos recursos son consumidos una sola vez y desaparecen, de manera que su aprovechamiento depende en gran medida de la aportación al medio de nuevos recursos y de la habilidad competitiva del consumidor (Curtis, 2008 y De la Llata, 2003). Sin embargo, cuando el recurso es reusable los beneficios que aportan pueden ser agregados, es decir, varios individuos pueden beneficiarse al asistir a las zonas de aprovechamiento de un primer recurso (Chase et al., 1988 y Weissburg et al., 1991).

La obtención de recursos vitales puede abarcar un conjunto de interdependencias complejas, en las que cualquier especie es dependiente de los recursos producidos por una o más especies (Laidre, 2011). Un ejemplo de dicha dependencia ecológica de recursos reusables es el caso de los cangrejos ermitaños que poseen un abdomen blando, lo que los hace particularmente susceptibles a diversos factores ambientales (Resse, 1969; Vance, 1972a; Conover, 1978; Bertness, 1981b). Es por esta razón que los cangrejos ermitaños buscan una cubierta externa derivada que les brinde protección. Para esto utilizan como recurso las conchas que los gasterópodos dejan como restos al morir (Hazlett, 1981).

Las conchas vacías de gasterópodos son un recurso limitante para las poblaciones de cangrejos ermitaños (Fotheringham, 1976; Kellog, 1976; Bertness, 1981a; Mantelatto y Dominciano, 2002; Williams y McDermott, 2004; Merchán et al., 2009) y varias

características como la arquitectura y el tamaño tienen un impacto directo sobre diversos factores biológicos y ecológicos de los cangrejos ermitaños como su supervivencia (Hazlett, 1981), crecimiento (Fotheringham, 1976; Osorno et al., 1998; Angel, 2000), su capacidad para percibir y tomar riesgos en los conflictos intraespecíficos (Laidre, 2007) y la fecundidad en las hembras (Childress, 1972; Vance, 1972a; Fotheringham, 1976), entre otros. Adicionalmente, este recurso necesita ser renovado continuamente para que los cangrejos puedan crecer (Markham, 1968; Fotheringham, 1976; Turra y Leite, 2003), o ser reemplazado en caso de que se dañe o rompa (Briffa y Mowles, 2008), es por esto que se encuentran en constante competencia por el recurso.

1.1. Biología general de los cangrejos ermitaños

El infraorden de crustáceos decápodos denominado Anomura incluye a los conocidos cangrejos porcelana, cangrejos topo y a los cangrejos ermitaños, los cuales se caracterizan por tener el abdomen incompletamente replegado por debajo del cefalotórax y a menudo reducido o asimétrico con atrofia de los pleópodos, pero siempre con urópodos (Hendrickx, 1995). El origen y las relaciones filogenéticas del grupo de los anomuros son controversiales y aún no han sido establecidos totalmente (Martin y Davis, 2001). Su origen cronológico se remonta al Jurásico (Schram, 1982).

Los cangrejos ermitaños, al ser decápodos, poseen en total diez pares de apéndices, de los cuales ocho pares son torácicos. Los pares primero al tercero están diferenciados en piezas bucales (maxilípedos). Los pares cuarto al octavo consisten en pereiópodos: el primer par de pereiópodos es quelado, el segundo y tercer pares son ambulacrales y simples, el cuarto y quinto pares (pleópodos) que son reducidos, son utilizados para sostener su concha y están presentes en un sólo lado del abdomen (Briffa y Mowles, 2008). Otros apéndices se encuentran en el abdomen, donde cada segmento posee un par de pleópodos birrámeos; los últimos pleópodos junto con el telson forman parte de la cola y son llamados urópodos (Figura 1). El cefalotórax está calcificado y

dividido por el surco cervical, en el que se localiza el escudo torácico que es la estructura con mayor calcificación. Los cangrejos ermitaños poseen ojos compuestos, pedunculados y tienen un par de antenas (Álvarez y Villalobos, 2009).

Son cinco familias de cangrejos ermitaños agrupadas en la superfamilia Paguroidea: Paguridae (los cangrejos que pertenecen a ésta familia poseen la quela o mano derecha más grande que la izquierda), Diogenidae (los cangrejos que pertenecen a ésta familia poseen la quela o mano izquierda más grande que la derecha), Coenobitidae (cangrejos ermitaños terrestres), Parapaguridae (cangrejos ermitaños abisales) y Pylochelidae (cangrejos ermitaños simétricos con el abdomen completamente segmentado; Briffa y Mowles, 2008).

En la literatura se menciona que existen tres modelos básicos de alimentación: los cangrejos ermitaños pueden ser detritívoros, filtradores y carroñeros macrófagos (Orton, 1927; Makarov, 1938; Roberts, 1968; Caine, 1976; Hazlett, 1981). En cuanto a su actividad característica, los cangrejos ermitaños presentan patrones de actividad variada: diurna o nocturna dependiendo de la especie (Elwood y Neil, 1992). La actividad reproductiva de los cangrejos ermitaños cuenta con variaciones estacionales, la magnitud de la variación de las diferencias estacionales está en función de diversos factores ambientales y de los atributos de las propias especies (Hernández-Aguilera et al., 2005). La reproducción de estos organismos en su etapa adulta incluye la transferencia de espermatozoides de los machos a los gonopodios de las hembras, una vez que los huevos son fertilizados la hembra retiene la puesta con los pleópodos dentro de la concha. El desarrollo larval de los ermitaños es muy variable según la especie, pero en general se caracteriza por presentar una prezoa, hasta 4 estadios larvales de zoea y la megalopa (glaucotoe). Durante los estadios de la larva zoea en el ciclo de vida de los cangrejos ermitaños, éstos forman parte del zooplancton, siendo vulnerables a la depredación (Hernández-Aguilera et al., 2005). Es desde el estadio de megalopa cuando los cangrejos ermitaños, para sobrevivir, comienzan a ocupar las conchas de gasterópodos (Provenzano, 1962 y Hazlett, 1981).

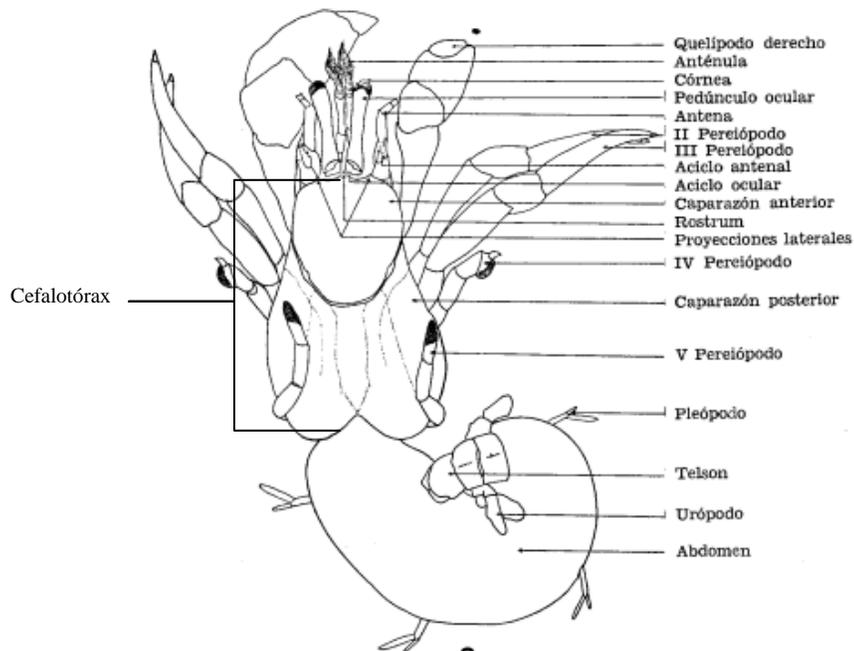


Figura 1. Vista general y anatomía externa de un cangrejo ermitaño de la familia Diogenidae (de Sánchez et al., 1978).

1.2. Ocupación de conchas de gasterópodos por los cangrejos ermitaños

La ocupación de las conchas de gasterópodos por los cangrejos ermitaños está asociada a diversos factores como la abundancia relativa de estos moluscos (Bertness, 1981a,b; Turra y Leite, 2003; Argüelles-Ticó et al., 2010; Arce y Alcaraz, 2011), su tasa de mortalidad, el estado en que quedan sus conchas después de su muerte, así como su talla (Hazlett, 1992) y su arquitectura (Bertness, 1980; Sato y Jensen, 2005; Mantelatto et al., 2007) de las conchas. También depende de características de los cangrejos como los patrones de preferencia por los diferentes tipos de conchas (Abrams, 1978; Borjesson y Szelistowski, 1989; Gherardi, 1990; Yoshino et al., 1999; Floeter et al., 2000; Turra y Leite, 2003; Dominciano y Mantelatto, 2004; Meireles y Mantelatto, 2005; Sato y Jensen, 2005; Biagi et al., 2006; Mantelatto et al., 2007; Meireles et al., 2008). Los cangrejos ermitaños seleccionan sus conchas conforme a las características de las mismas como la forma (Sato

y Jensen, 2005; Mantelatto et al., 2007), tamaño (Hazlett, 1992) y su condición o estado físico (McClintock, 1985; Pechenik et al., 2001), así como de acuerdo a características propias de los ermitaños como la experiencia previa del uso de conchas (Meireles et al., 2008; Alcaraz y Kruesi, 2009) y el estado de desarrollo o reproductivo (Elwood et al., 1979).

Muchas de las funciones vitales de los cangrejos ermitaños se ven modificadas por la utilización de conchas inadecuadas (Allee y Douglass, 1945; Brightwell, 1951; Orians y King, 1964; Hazlett, 1966, 1987; Vance, 1972b; Bertness, 1981a). Por ejemplo, los cangrejos que ocupan conchas ajustadas tienen mayor riesgo de ser depredados (Hazlett, 1981) y tienen un crecimiento deficiente (Angel, 2000; Alcaraz et al., datos no publicados). Los cangrejos que habitan en ambientes donde la disponibilidad de conchas vacantes es limitada ocupan con frecuencia conchas rotas. Éstas generalmente en comparación con las conchas intactas, son muy pesadas en relación al cangrejo que la habita, debido a que están parcialmente fragmentadas en al menos un 25% de su superficie total (Weissburg et al., 1991 y Zuschin et al., 2003) y sólo una pequeña porción de la concha ofrece protección para el cangrejo ermitaño cargando mucho material adicional, lo que disminuye la relación volumen interno/peso (Alcaraz y Kruesi, 2011). Estas dimensiones pueden afectar su reproducción (Bertness, 1981 a, b; Hazlett y Baron, 1989; Elwood et al., 1995; Osorno et al., 1998), deprimir su tasa metabólica (Alcaraz y Kruesi, 2011) y disminuir su tasa de forrajeo (Alcaraz et al., datos no publicados) por el alto costo energético que tienen estas conchas para su locomoción (Herreid y Full, 1986). Consecuentemente, los cangrejos tienen conductas para la selección de una concha que tenga aquellas características que cumplan con la mayoría de los requerimientos para su adecuación. Las conchas rotas no cumplen con estos requerimientos, por lo que al usarlas los cangrejos ermitaños podrían estar en desventaja en comparación con aquellos que portan conchas más adecuadas, siendo necesaria la búsqueda de una concha nueva.

Las conchas requeridas por los cangrejos ermitaños pueden ser adquiridas y transferidas de diversas formas. Una es a través de la búsqueda de conchas vacías de gasterópodos sobre el sustrato (Vance, 1972b; Abrams, 1980; Hazlett, 1996), ésta forma no contribuye mucho a la disponibilidad de conchas habitables para los cangrejos ya que éstas conchas pueden ser ocupadas como refugio por otros organismos como pulpos y peces (Mather, 1982), pueden ser removidas del área por corrientes y/o enterrarse en el sustrato (Wilber y Kernkind, 1984). Otra manera para que un cangrejo reemplace su concha es obteniéndola después de la muerte de un gasterópodo (Rittschof, 1980a, b) que libera sustancias químicas por la descomposición de sus tejidos que atraen a los cangrejos ermitaños (Hazlett y Herrnkind, 1980; Gherardi y Atema 2005). De manera interesante, algunos estudios han reportado que los cangrejos ermitaños pueden ser capaces de remover a los gasterópodos vivos de sus conchas, como en el caso de *Pagurus bernhardus* (Brightwell, 1951; Randall, 1964; Rutherford, 1977) para el que se reportó textualmente: “los gasterópodos fueron atacados y sacados de sus conchas por los cangrejos” (Brightwell, 1951). La tercera manera de obtener una concha nueva es a través de interacciones con la misma o diferente especie de cangrejo ermitaño (Hazlett, 1978, 1980; Bertness, 1981b), involucrando encuentros agonísticos o agregaciones en las cuales existe la negociación para el intercambio de conchas (Hazlett, 1966; Elwood y Glass, 1981; Tricarico, 2006).

Es posible que las formas para adquirir una nueva concha no sean mutuamente excluyentes y puedan ocurrir de manera mixta. Mc Lean (1974) reporta un gran número de cangrejos en sitios de depredación de gasterópodos, formando una jerarquía en la cual el individuo dominante obtiene primero el acceso al nuevo recurso. Una vez que el cangrejo decide ocupar la concha, éste desocupa su concha anterior dejándola disponible para otro cangrejo, y así sucesivamente. Este proceso ha sido investigado y nombrado “cadena de vacancia” (Chase et al., 1988) y beneficia a un gran número de cangrejos que asisten a los sitios de agregación (Rittschof et al., 1992).

1.3. Teoría de cadenas de vacancia

La teoría de cadenas de vacancia, que fue desarrollada inicialmente en investigaciones de ciencias sociales, es utilizada para describir el movimiento de un recurso a través de una población. Las cadenas de vacancia fueron inicialmente descritas con el fin de explicar ciertos fenómenos en la vida del hombre moderno, donde el ascenso de un individuo en una estructura corporativa libera la posición previamente ocupada (Watson, 1974), de igual manera sucede con los propietarios de automóviles (Chase, 1991) y bienes inmuebles (White, 1971; Dzus y Romsa, 1977). El recurso involucrado en la dinámica de las cadenas de vacancia, debe tener como características el ser limitante, discreto, reusable y exclusivo en su utilización a un solo individuo en un solo tiempo, como son los refugios que utilizan algunos animales (White, 1970; Chase, 1991; Friman, 2004). Algunos ejemplos incluyen a las anémonas como refugio para el pez payaso, los nidos en aves y las conchas de gasterópodos que habitan los cangrejos ermitaños (Lewis y Rotjan, 2008).

En la distribución de recursos a través de las cadenas de vacancia, varios individuos son beneficiados por la introducción de un nuevo recurso (Chase, 1988). Los investigadores han encontrado en estudios con humanos, que en las cadenas que se inician con un recurso de alta calidad, usualmente es mayor el número de personas beneficiadas en comparación con las cadenas que comienzan con un recurso de baja calidad (Lansing et al., 1969; White, 1970; Stewman, 1975; Sands y Bower, 1976). En el caso de los cangrejos ermitaños, si éstos encuentran una nueva concha vacante de mayor tamaño y calidad, entonces puede desencadenarse una cadena secuencial de cangrejos cambiándose a conchas vacantes (Elwood y Briffa, 2001; Rotjan et al., 2004; Tricarico y Gherardi, 2007). De esta manera, cuando una cadena de vacancia es iniciada por la entrada de una nueva concha, los beneficios se propagan más allá del cangrejo que toma posesión inmediata de la concha, cómo se demostró en *Coenobita clypeatus* (Lewis y Rotjan, 2008; Rotjan et al., 2010), *Pagurus longicarpus* (Chase et al., 1988; Edquist y Rotjan, 2012) y *Pagurus bernhardus* (Briffa y Austin, 2009), en los que se beneficiaron un

promedio de 3.8 cangrejos por cadena (Chase, 1988; Weissburg et al., 1991; Lewis y Rotjan, 2008; Rotjan et al., 2010; Edquist y Rotjan, 2012).

Las cadenas de vacancia consisten en una serie de niveles discretos o estratos, los cuales están definidos por el valor del recurso disponible en cada uno dentro de la cadena. El estrato más bajo es equivalente al valor del recurso más bajo y el estrato más alto contiene al recurso de mayor valor. Los cangrejos participantes en las cadenas de vacancia ocupan un estrato o posición particular en la cadena definido por su talla corporal, habilidad competitiva y por el tamaño, tipo y desgaste físico de la concha que ocupan en ese instante. Los cangrejos que participan en una cadena de vacancia tienen la oportunidad de mejorar el recurso que están ocupando, moviéndose hacia los estratos superiores en la cadena. También es posible que algunos cangrejos experimenten una reducción en la calidad del recurso, como resultado del movimiento hacia los estratos inferiores de la cadena; así es posible que algunos cangrejos obtengan mayores ganancias que otros, de manera que los beneficios no se distribuyen equitativamente entre todos los participantes de la cadena. Por ejemplo, un cangrejo que progrese dos estratos en la cadena, podría obtener un mayor beneficio que un cangrejo que progrese sólo un estrato en la cadena. En caso de que exista alguna jerarquía entre los participantes de la cadena (ya sea de talla corporal o habilidad de combate), éstas diferencias pueden ser analizadas en términos del beneficio obtenido por los individuos de cada estrato o posición después de concluir la cadena.

Los beneficios que obtienen los cangrejos ermitaños de la participación en cadenas de vacancia se pueden estimar a través del Efecto Multiplicador (EM), que consiste en el número de cangrejos que obtienen una nueva concha, y estimando el cambio en el índice de ajuste de la concha al final de su interacción en estas cadenas. El índice de ajuste o SAI por sus siglas en inglés (Shell Adequacy Index; Vance, 1972a), es la relación que existe entre la talla de la concha ocupada y el peso del cangrejo que la ocupa. Tanto el EM como

el SAI pueden ser analizados en un contexto grupal e individual o por estratos en las cadenas (Lewis y Rotjan, 2008; Rotjan et al., 2010).

Los beneficios no siempre se distribuyen de manera uniforme entre los cangrejos participantes de las cadenas de vacancia cuando la cadena de vacancia es *sincrónica*. Las cadenas de vacancia *sincrónicas* se encuentran descritas en la literatura como aquellas en las que se espera que todos los movimientos del recurso vacante ocurran hacia el estrato adyacente siempre en dirección descendente, es decir hacia los estratos inferiores de la cadena, donde el recurso abandonado al final de cada cadena es el de menor valor (Chase et al., 1988; Weissburg et al., 1991; Briffa y Austin, 2009; Rotjan et al., 2010; Edquist y Rotjan, 2012; Laidre 2012). De manera alterna existen las cadenas *asincrónicas*, en las cuales son posibles los saltos entre estratos, es decir, donde tanto el cangrejo como la concha vacante se desplacen en cualquier dirección en más de un estrato en la cadena. Este comportamiento de saltos entre estratos puede resultar de conductas agonísticas entre los cangrejos, donde un individuo gana y ocupa la concha de otro cangrejo al combatir por ella, y los movimientos hacia los estratos inferiores de la cadena resultan de los errores en la evaluación de la concha por parte del cangrejo (Rotjan et al., 2010).

La estructura de una cadena de vacancia puede estar determinada por una secuencia de decisiones individuales. Estas decisiones pueden estar influidas por varios factores tales como la presencia de algún depredador en el ambiente, la arquitectura de la concha, y su calidad en términos de erosión y daño. Es posible evaluar la modificación en la dinámica y estructura de las cadenas de vacancia si se alteran los estratos de esta en cuanto a la calidad del recurso, como el hecho de que los cangrejos ermitaños en algún estrato de la cadena porten una concha de mala calidad (Edquist y Rotjan, 2012).

Nuestra especie de estudio, *Calcinus californiensis* (Bouvier, 1898) es el cangrejo ermitaño más abundante que habita la región intermareal de Playa Troncones, en el estado de Guerrero, México. En esta población el recurso de refugio en conchas de

gasterópodos es limitado y aproximadamente el 10% de los individuos utilizan conchas rotas, las cuales pueden ser hasta 12 veces más pesadas que los cangrejos que las portan (Jofre, 2012 y Alcaraz y Kruesi, 2011). Teniendo en cuenta las consecuencias del uso de conchas rotas por los cangrejos como la depresión metabólica (Alcaraz y Kruesi 2011), la disminución de la tasa de forrajeo (Alcaraz, datos no publicados) y la deficiente capacidad de maniobra reportada por Briffa y Elwood (2005) para participar en cualquier tipo de interacción, las consecuencias para estos organismos convergen en la incapacidad de iniciar encuentros agonísticos para adquirir una nueva concha (Cid, 2012). Por lo tanto, es más factible que estos organismos obtengan una nueva concha si participaran en eventos de cadenas de vacancia. Si el cangrejo que porta una concha rota pudiese interactuar en las cadenas de vacancia y obtener una nueva concha de mejor calidad abandonando su recurso de baja calidad, el flujo de la cadena podría verse interrumpido, ya que es un recurso no adecuado, o es posible que el cangrejo portando la concha rota no interactúe, ocasionando un cambio en la dinámica de los demás estratos en la cadena.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Estimar si los cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis* que ocupan conchas rotas en el campo se benefician a través de las cadenas de vacancia, adquiriendo una nueva concha de mejor calidad.

2.2. Objetivos particulares

- Verificar mediante experimentos de preferencia si las conchas rotas son para *C. californiensis* recursos de menor valor que las conchas intactas *Stramonita biserialis* (Blainville, 1832).
- Estimar la longitud de las cadenas de vacancia y los beneficios que adquieren los individuos que participan en estas (efecto multiplicador e incremento en el valor del recurso) comparando los dos tipos de cadenas: a) *cadena sincrónicas*, en las que participan individuos que ocupan conchas en buen estado y de la especie preferida y b) *cadena asincrónicas*, donde participa también un individuo que porta una concha rota.
- Estimar a través del registro de las interacciones entre individuos participantes de las cadenas si existen diferencias conductuales entre los cangrejos participantes de las cadenas de vacancia *sincrónicas* y *asincrónicas*.

3. HIPÓTESIS

Los cangrejos ermitaños portadores de un recurso inadecuado como lo son las conchas rotas pueden participar en las cadenas de vacancia ya que constituye una interacción menos costosa en comparación con los encuentros agonísticos.

3.1. Predicciones

- En el experimento de preferencia, en el cual no existen interacciones con otro u otros individuos que conlleven un costo energético, los cangrejos ermitaños preferirán las conchas intactas sobre las conchas rotas.
- En las cadenas de vacancia, los individuos que portan una concha rota obtendrán beneficios de este proceso a pesar de los altos costos energéticos y de las limitaciones en términos de locomoción y capacidad de maniobra que la utilización de recursos inadecuados tiene como consecuencias para estos anomuros (Briffa y Elwood, 2005; Alcaraz y Kruesi, 2011).
- Si el cangrejo que porta una cocha rota participa en las cadenas de vacancia y obtiene una nueva concha de mejor calidad abandonando su recurso de baja calidad, el flujo de la cadena se verá interrumpido, ya que es un recurso no adecuado, o es posible que el cangrejo portando la concha rota no interactúe, ocasionando un cambio en la dinámica de los demás estratos en la cadena.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Ambiente intermareal rocoso

La zona litoral rocosa está representada desde la franja costera hasta la profundidad de 40 metros, es una región turbulenta, altamente productiva (Leigh et al., 1987) e importante en la distribución de especies y poblaciones (Conell, 1972; Bertness, 1981a, b; Denny y Gaines, 1990). La región litoral rocosa incluye tres zonas: supralitoral, mesolitoral e infralitoral. La zona supralitoral consiste en la franja que solamente es cubierta por el agua durante las tormentas o periodos de marea alta pero que es afectada por el rocío del rompimiento de las olas; la zona mesolitoral o intermareal es aquella que está comprendida entre las líneas de alta y baja marea; y la zona infralitoral es la que se encuentra por debajo de la zona mesolitoral (Lalli y Parsons, 1997; Figura 2).

Los movimientos verticales del mar, consecuencia de las mareas, determinan la cantidad de humedad que recibe cada región de la costa rocosa ocasionando esta distribución de especies vertical no uniforme denominada zonación. Las regiones altas de las playas rocosas en la zona intermareal permanecen más tiempo sin la influencia del agua marina, mientras que las regiones bajas permanecen más tiempo cubiertas por el agua. Otras características físico-químicas que presentan un gradiente en la región intermareal, son la salinidad, pH, temperatura, oxígeno disuelto, así como los factores de carácter biológico, como son la disponibilidad de alimento, la presencia de depredadores, y la competencia intra e interespecífica; durante la marea baja los organismos que habitan el intermareal rocoso deben resistir los cambios drásticos en dichos factores. En mareas bajas, la temperatura del agua en el intermareal rocoso puede elevarse hasta alcanzar valores superiores a 30°C, al igual que se puede presentar un aumento en la salinidad (40‰) por la evaporación debido a las fuertes condiciones de radiación especialmente en las pozas de marea características de ésta región. De manera contraria, la salinidad puede disminuir si se presentan lluvias intensas durante los períodos de marea baja. Éstos

cambios drásticos en la región intermareal rocosa inducen ciertas adaptaciones por parte de los organismos habitantes de dicha región, un ejemplo son los cangrejos ermitaños, los cuales usan las conchas de gasterópodos para sobrevivir en este tipo de ambiente.

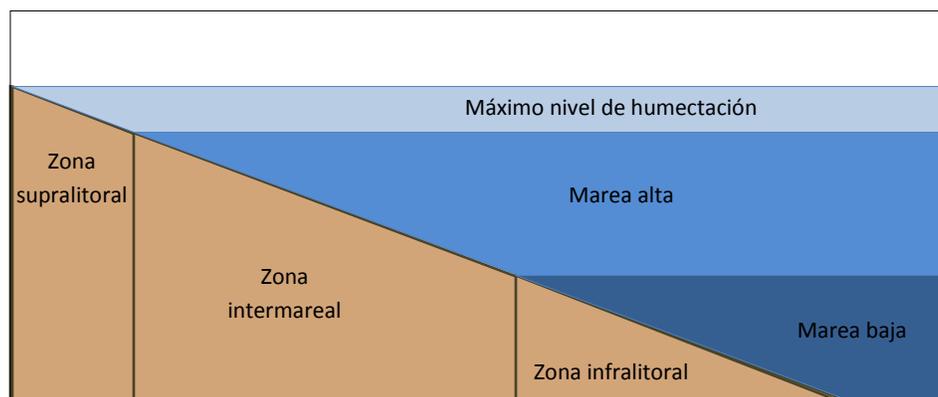


Figura 2. Esquema de la zonación del ambiente intermareal.

4.2. Área de estudio

La costa del estado de Guerrero tiene una longitud aproximada de 470km. Playa Troncones es el sitio donde se llevó a cabo la colecta de organismos y se ubica al norte de la región de la Costa Grande, en el municipio de La Unión (Carranza et al., 1975), entre los paralelos 17° 47' 35" Norte, y los meridianos 101° 44' 46.6" Oeste (Figura 3). Según Briggs (1974), esta zona de estudio pertenece a la Provincia Mexicana y de acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köpen modificado por García (1981), el tipo de clima en esta región se caracteriza por tener una temperatura media superior a los 18°C todos los meses y una tasa de precipitación mayor a la tasa de evaporación durante todo el año.

Troncones es una playa de oleaje suave o protegida, compuesta por rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del cuaternario tipo aluvial y/o litoral, presenta montículos fijos de estructura compacta con gran cantidad de fisuras y grietas que durante la marea alta son parcialmente cubiertos (Flores et al., 2007). La pendiente

promedio registrada en la zona es de 28.4°; en ella, durante la marea baja se forman numerosas pozas de marea y durante la marea alta el nivel del mar alcanza una altura mayor golpeando gran parte de la región rocosa.

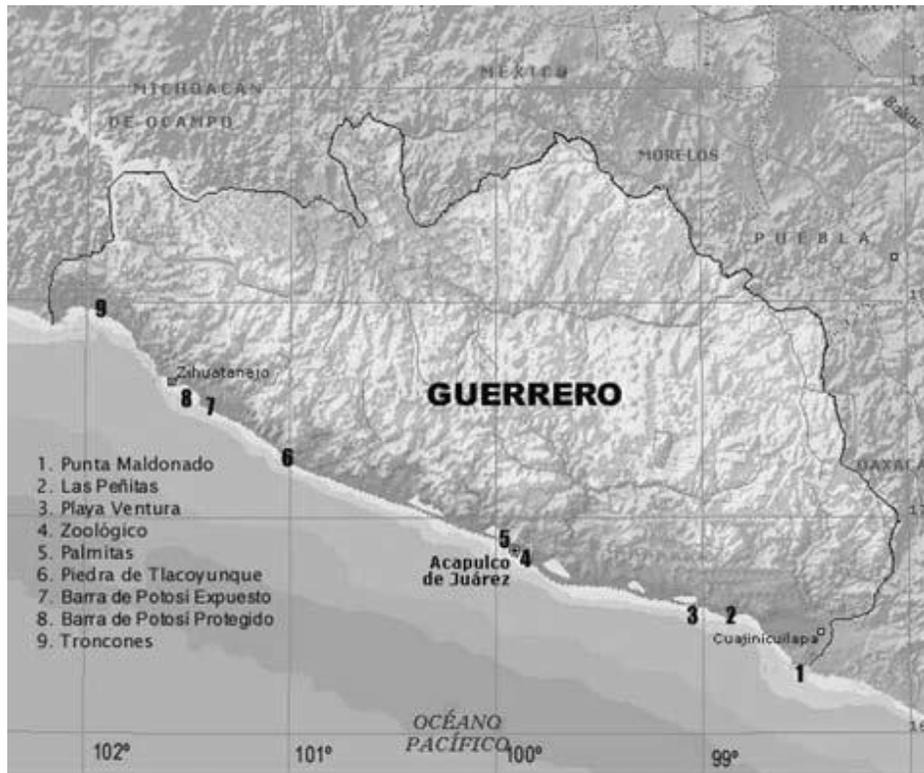


Figura 3. Ubicación del sitio de estudio en el estado de Guerrero. Playa Troncones está simbolizada con el número 9. Tomada de García et al., 2004.

4.3. Recolecta y mantenimiento de organismos

Se realizó una recolección en el mes de octubre del 2012. Los cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis* (Figura 4) que ocupaban conchas de gasterópodos intactas de la especie *Stramonita biserialis* fueron recolectados manualmente durante la marea baja (entre 12:00 y 16:00 horas). Se excluyeron los cangrejos con apariencia de haber mudado recientemente y/o presencia de mutilación de apéndices o regeneración de los mismos.



Figura 4. Fotografía de *Calcinus californiensis*

Los organismos ($n=130$) se mantuvieron en bolsas de plástico de cierre hermético con agua de mar, para después ser colocados de manera individual en frascos de vidrio (30ml) inmersos en agua de mar para permitir el recambio de agua constante. Los frascos se taparon con una malla suave (8 x 8cm) para evitar que los organismos intercambiaran conchas entre ellos antes de las pruebas. Se trasladaron al laboratorio de campo donde se mantuvieron de manera individual en los frascos de vidrio de 30ml, cubiertos con malla y sumergidos dentro de recipientes grandes de plástico (20L) con flujo de agua generado por una cabeza de poder (capacidad de 500L/h), permitiendo así el recambio de agua entre los contenedores individuales y el reservorio general. Las condiciones físico-químicas del agua se mantuvieron constantes, con aireación continua y una temperatura de $24 \pm 1^\circ\text{C}$, un fotoperiodo de 12hrs luz: 12hrs oscuridad y salinidad de 35‰. Su alimentación consistió en pellets comerciales para organismos tropicales bentónicos,

adicionados con carotenos (New Life Spectrum®, 3mm, .020g). Los cangrejos ermitaños se alimentaron con un pellet cada segundo día. Se realizaron recambios del 50% del agua de los contenedores cada segundo día. Los frascos conteniendo a los cangrejos fueron etiquetados, asignándoles un número para tener el registro posterior de sus medidas morfométricas.

Las medidas morfométricas de los 130 organismos se tomaron en el campo y las pruebas experimentales se llevaron a cabo en el laboratorio de Ecofisiología animal de la Facultad de Ciencias, UNAM, D.F. El transporte de los organismos se realizó dentro de sus frascos individuales en una bolsa grande sellada y se transportó en una hielera de 30L con aireación constante. El mantenimiento en laboratorio fue similar al de campo. Se colocó a cada organismo en un frasco de vidrio, se etiquetaron después de su medición y fueron sumergidos en tanques de 12L con aireación y temperatura constantes ($24 \pm 1^\circ\text{C}$), con un fotoperiodo de 12hrs luz: 12hrs oscuridad. El agua marina se preparó de manera artificial mezclando 1L de agua dulce desclorada con 35g de sal para acuarios marinos (Instant Ocean®), obteniendo una salinidad de 35‰. La alimentación y limpieza de los acuarios fueron realizadas de manera similar que en el campo y los recambios generales del 50% de agua en el tanque se realizaron una vez por semana manteniéndose la calidad del agua mediante filtros de cascada.

4.4. Determinación del sexo y medidas morfométricas

Para evitar interacciones sexuales entre machos y hembras durante los experimentos, y debido a que existen diferencias intersexuales durante los combates (Briffa y Ballaway, 2007) sólo se utilizaron cangrejos ermitaños del género masculino en este estudio. Los cangrejos fueron removidos de sus conchas calentándolas por el ápice (Kellog, 1976), utilizando la punta caliente de una pistola de silicón. Una vez fuera de sus conchas, se determinó el sexo de los cangrejos con base en la presencia de un par de gonoporos en la

región torácica ventral, localizados en la base del quinto par de pereiópodos para los machos, mientras que en las hembras se localizan en la base del tercer par de pereiópodos (Mantelatto et al., 2009). Se obtuvieron 130 cangrejos machos que provenían de conchas intactas de gasterópodos de la especie *S. biserialis*, de los cuales 30 individuos fueron utilizados para el experimento de preferencia y 100 en el experimento para estimar el efecto del uso de conchas rotas en las cadenas de vacancia.

Para registrar las medidas morfométricas y el peso de cada organismo, se utilizó un vernier o calibrador digital (TRUPER®; $\pm 0.01\text{mm}$) y una balanza analítica de campo (OHAUS®; $\pm 0.01\text{g}$). Las medidas registradas en este estudio fueron la longitud de cefalotórax, que consiste en la distancia que hay de la base del rostro al inicio del abdomen blando; longitud de la quela izquierda, que consiste en la distancia de la base de la primera articulación carpal del quelípodo izquierdo hasta la punta de los dedos; y el peso húmedo de los cangrejos ermitaños (Figura 5).

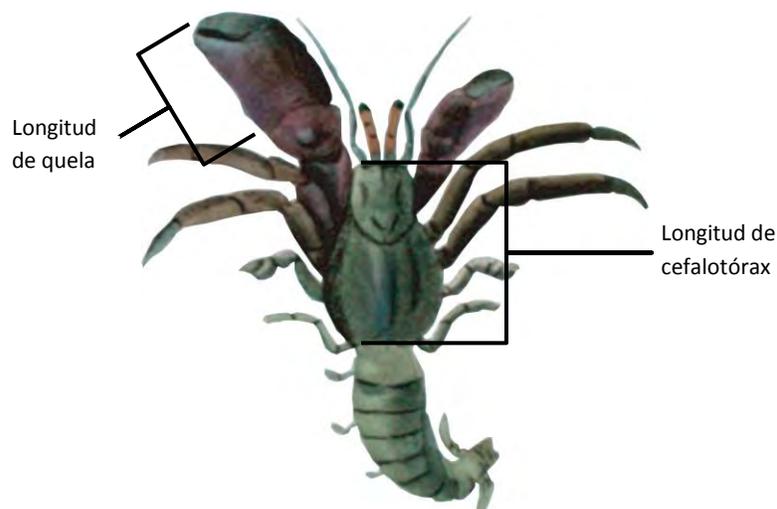


Figura 5. Medidas morfométricas registradas para los individuos del género masculino de *C. californiensis* utilizados en este estudio (longitud de quela y longitud de cefalotórax). Este esquema es de un cangrejo ermitaño del género *Calcinus*. Imagen obtenida de Poupin y Bouchard (2006).

4.5. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en *Calcinus californiensis*

Una fracción de las poblaciones de cangrejos ermitaños en su ambiente natural ocupa conchas rotas, como lo hace *C. californiensis*. El uso de este tipo de conchas como refugio genera desventajas (Vance, 1972b; Bertness 1981 a,b; Pechenik et al., 2001), y de acuerdo con Pechenik y colaboradores (2001) las conchas rotas son ocupadas por los cangrejos ermitaños únicamente si no están disponibles las conchas de mejor calidad. Sin embargo, en ningún trabajo se ha comprobado que los cangrejos ermitaños no prefieren las conchas rotas sobre algún otro tipo de conchas. En esta sección del presente trabajo se pretende descartar experimentalmente que las conchas rotas no son un recurso preferido sobre las conchas intactas para *C. californiensis*.

Para este experimento se utilizó una muestra de 40 cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis* de una talla correspondiente a un peso que varió entre los 0.45 y 0.49g, y que en el ambiente natural ocupaban la concha de gasterópodo *S. biserialis*. Se utilizó este rango de talla debido a que corresponde a la mediana en el registro de las tallas más frecuentes de *C. californiensis* en el sitio de colecta (Arce y Alcaraz, 2011).

Se seleccionó *S. biserialis* para el presente trabajo por ser una de las conchas más ocupadas en esta población en la que aproximadamente el 40% de los individuos utiliza una concha con algún grado de daño y el 8-10% de los individuos porta una concha con un daño más avanzado (observaciones personales). *S. biserialis* es una concha de arquitectura cónica, su índice de peso/área superficial expuesta junto con otras conchas cónicas en estudios previos es de 0.6 (Argüelles-Ticó et al. 2009), y es una de las seis especies de gasterópodos que *C. californiensis* ocupa con mayor frecuencia (Frecuencia: 90%; Arce y Alcaraz, 2011).

4.5.1. Diseño experimental

De manera tradicional, la preferencia de los cangrejos ermitaños por diferentes tipos de conchas se estima utilizando simultáneamente las alternativas a evaluar (Mitchell, 1975; Abrams, 1978; Bertness, 1980). Este método propone como hipótesis nula que la probabilidad de que los cangrejos ermitaños elijan una u otra concha es equivalente. Sin embargo, Lizka y Underwood (1990) introdujeron una modificación a este método, considerando que la probabilidad de que elijan uno u otro tipo de conchas no es independiente sino interdependiente. Estos autores propusieron que la preferencia de los cangrejos ermitaños por varios tipos de conchas sólo puede ser demostrada al probar que los cangrejos elijen con mayor frecuencia un tipo de concha (de acuerdo con el método tradicional) comparada con la tasa de elección de los tipos A y B por separado. En este estudio se llevó a cabo una serie de experimentos acorde al método de Lizka y Underwood (1990), es decir en dos fases. La primera, consistió en la estimación de la preferencia de los cangrejos ermitaños por conchas intactas o conchas rotas, presentándose de manera simultánea (método tradicional). La segunda fase consistió en la estimación de la tasa de elección de los cangrejos ermitaños por las conchas intactas y rotas cuando estos tipos de concha fueron presentados por separado.

En estudios previos en los que se evaluó para machos de la especie *C. californiensis* la preferencia por la talla de conchas del gasterópodo *S. biserialis*, se estimó un modelo lineal que predice la talla adecuada (seleccionada) con respecto al peso de los cangrejos ermitaños [$y = 3.0169 x + 1.0446$; $p < 0.001$, donde y es el peso de la concha en gramos y x es el peso del cangrejo en gramos]; Arce y Alcaraz, 2012]. Sin embargo, las conchas de esta especie de gasterópodo que son utilizadas por los ermitaños presentan una variación en su peso debido al desgaste o la presencia de epibiontes (observaciones personales), reportada con anterioridad para las conchas de otras especies de gasterópodos (Elwood, 1995). Debido a esta variación, en el presente estudio se realizó de manera adicional a la estimación del peso una medición manual de la longitud de la apertura conchas de *S.*

biserialis ($n= 37$; Figura 6) y se calculó un modelo lineal que predice la longitud de apertura adecuada con respecto al peso de la concha ($y= 2.4137 x +5.4768$; $R^2= 0.95$, $p<0.001$, donde y es la longitud de apertura de la concha en gramos y x es el peso de la concha en gramos). Esto se llevó a cabo con el fin de no asignar una concha muy ajustada o muy holgada para la talla del cangrejo basándonos sólo en su peso, afectando la resolución de los experimentos de preferencia.

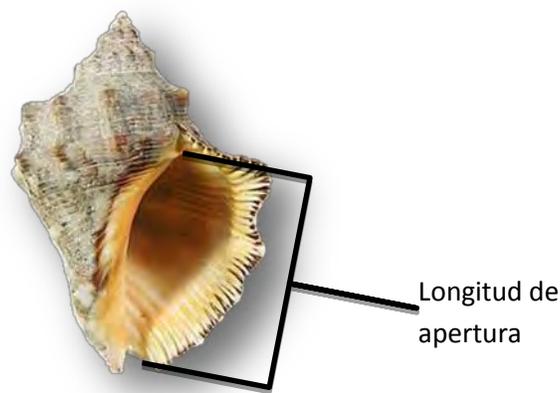


Figura 6. Esquema que indica la longitud de la apertura, medida registrada en las conchas de *S. biserialis* para el modelo lineal que describe la relación entre la longitud de apertura de esta especie de concha con respecto a su peso.

- *Primera fase: Preferencia de conchas con alternativas*

La preferencia de *C. californiensis* para los dos tipos de concha (intactas o rotas) se puso a prueba en experimentos de selección por pares, utilizando ambas opciones de las conchas a evaluar de manera simultánea. De acuerdo con Dominciano y sus colaboradores (2009), se dividió una muestra inicial de cangrejos ($n= 20$) en 2 porciones de 10 individuos cada una; esta división se llevó a cabo de manera azarosa. La primera de estas porciones inició el experimento ocupando *S. biserialis* de talla ajustada al 50%, teniendo a su disposición

un grupo de conchas de tallas variadas (veinte conchas en total: 10 conchas intactas de *S. biserialis* y 10 conchas rotas). El tamaño de las conchas intactas de *S. biserialis* ofrecidas se estableció de acuerdo al experimento de preferencia de talla previamente descrito. La segunda porción de cangrejos ($n= 10$ individuos) inició el experimento ocupando una concha rota, teniendo a disposición un grupo de conchas similar al mencionado anteriormente (ver Figura 7A). El criterio para asignar la talla de las conchas rotas ofrecidas a los cangrejos fue proporcionarles una concha similar a la que los individuos ocupan en su medio natural. De acuerdo con Alcaraz y Kruesi (2011) y Jofre (2012), las conchas rotas tienen en promedio un peso doce veces mayor (peso de las conchas entre 5.4 y 5.88g) que el peso del individuo que las ocupa (peso de los cangrejos entre 0.45 y 0.49g). Cada concha fue utilizada una sola vez.

Cada cangrejo fue evaluado de manera individual colocándolo en un recipiente de plástico (1L; 15 x 12 x 5cm) y con un tiempo de aclimatación de 1 hora previa al experimento. La concha ocupada inicialmente por cada cangrejo fue marcada con un pequeño punto con fines de hacer el análisis correspondiente, el cual se describe más adelante. Después de 24 h, el tipo de la concha ocupada se registró y se analizó como la concha preferida. Cada cangrejo fue probado una sola vez.

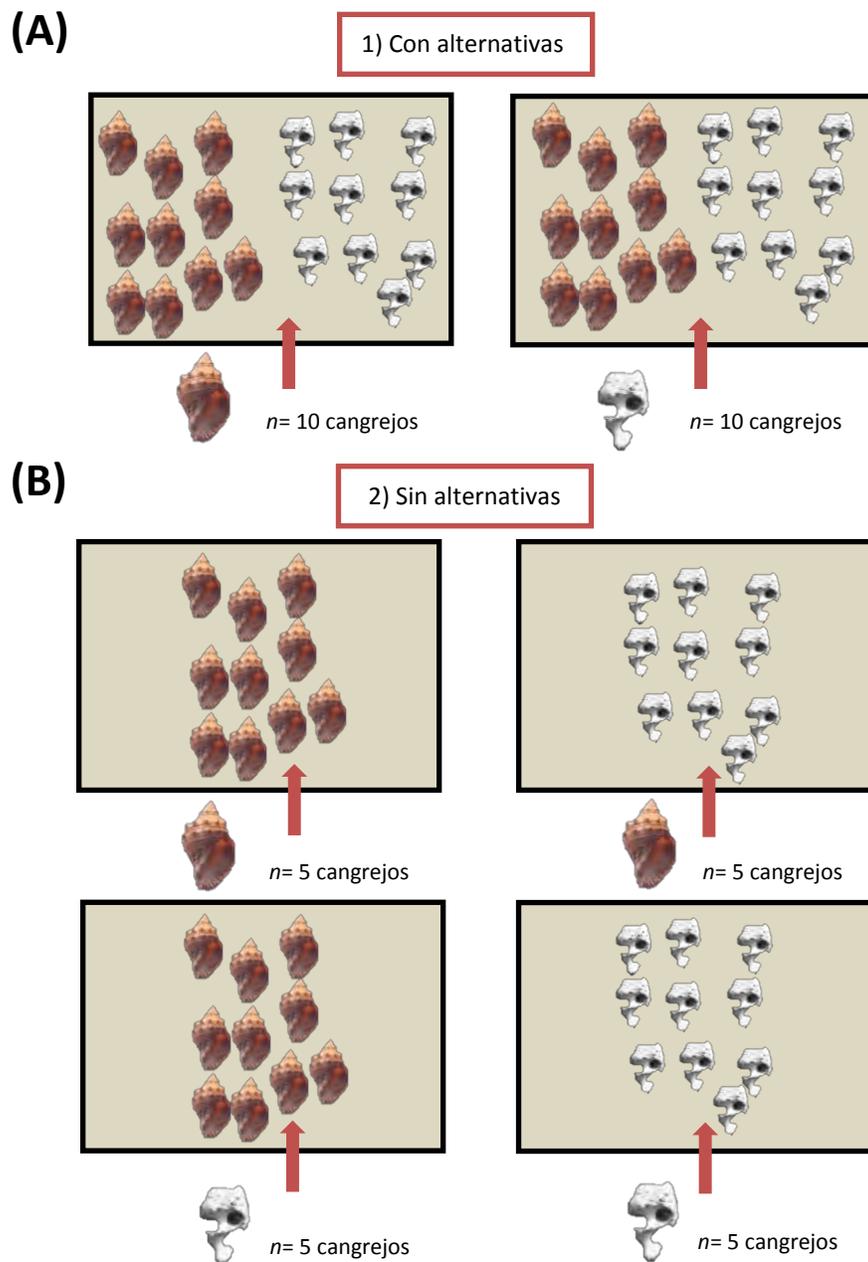


Figura 7. Representación gráfica del experimento de preferencia por conchas intactas de *S. biserialis* o conchas rotas en *C. californiensis*. **(A)** Primera fase: preferencia de conchas con alternativas. **(B)** Segunda fase: preferencia de conchas sin alternativas (procedimiento de Lizka y Underwood, 1990).

- Segunda fase: *Preferencia de conchas sin alternativa* (Lizka y Underwood, 1990)

En la segunda fase, los cangrejos ermitaños comenzaron el experimento ya sea ocupando una concha de *S. biserialis* 50% ajustada o una concha rota, las cuales fueron asignadas como se describió anteriormente. Posteriormente, a cada cangrejo ermitaño se le presentaron diez conchas del mismo tipo pero de talla adecuada (en el caso de *S. biserialis*) o conchas rotas (12 veces más pesadas). Diez cangrejos ermitaños fueron probados con cada tipo de concha (2 experimentos independientes, 20 cangrejos evaluados en total), divididos de la siguiente manera: una muestra de 10 cangrejos iniciaron el experimento con una concha *S. biserialis* 50% ajustada, de éstos una sub-muestra de 5 cangrejos tuvieron 10 conchas de *S. biserialis* intactas como opción y la otra 10 conchas rotas como opción; otros 10 cangrejos iniciaron el experimento con una concha rota, de éstos una sub-muestra de 5 tuvieron 10 conchas de *S. biserialis* intactas como opción y la otra 10 conchas rotas (Ver Figura 7B). De manera similar, una pequeña marca fue pintada en la concha ocupada al comienzo del experimento para contar el número de cangrejos ermitaños que cambiaron de su concha inicial a una concha diferente.

4.5.2. Análisis de datos

De acuerdo con el método de Lizka y Underwood (1990), la hipótesis nula (H_0 = no existe ninguna preferencia de conchas por parte de los cangrejos entre conchas intactas de *S. biserialis* y conchas rotas) predice que los cangrejos ocuparán conchas intactas y conchas rotas (cuando los tipos de concha se den a elegir de manera simultánea) en las proporciones encontradas cuando se les presente el tipo de concha intacta y rota de forma individual. El número esperado de cangrejos ocupando cada tipo de concha (bajo la hipótesis nula) se calcula de la siguiente manera:

$$E_I = N_T [M_I / (M_I + M_R)]$$

$$E_R = N_T [M_R / (M_I + M_R)]$$

Donde E_I y E_R son el número esperado de cangrejos ocupando las conchas intactas (I) o las conchas rotas (R) cuando las alternativas son presentadas de manera simultánea (primera fase; con alternativas); M_I y M_R es el número esperado de cangrejos ocupado las conchas intactas (I) o las conchas rotas (R) cuando las alternativas son presentadas por separado (segunda fase; sin alternativa); N_T es el número total de cangrejos ($N_T = N_I + N_R$) ocupando conchas intactas (I) o conchas rotas (R) cuando son presentadas juntas (primera fase; con alternativas).

El número de cangrejos ermitaños cambiando su concha inicial a una concha diferente cuando éstas se presentaron en pares de especies (primera fase, pág. 22), se comparó con el número de cangrejos que se cambiaron a una concha diferente cuando se les presentó una sola alternativa de concha (segunda fase, página 24). La hipótesis nula o hipótesis de la que no existe preferencia se puso a prueba de ji cuadrada (χ^2 ; $\alpha = 0.05$).

4.6. Cadenas de vacancia

Los organismos se obtuvieron de la colecta del mes de octubre del 2012 (ver **Recolecta y mantenimiento de organismos**, pág. 16), éstos fueron diferentes a los utilizados para el experimento de preferencia. Se recolectaron cangrejos ermitaños ocupando conchas de gasterópodos intactas de la especie *S. biserialis*. Se excluyeron los cangrejos que tenían apariencia de haber mudado recientemente o en proceso de regeneración, o mutilación de apéndices. Los organismos se colocaron en frascos de vidrio (30mL) de manera individual inmersos en agua de mar para permitir el recambio de agua constante. Los frascos se taparon de manera individual con una malla suave para evitar que los organismos intercambiaran conchas entre ellos antes de las pruebas. Éstos fueron mantenidos en un tanque de 10L con aireación constante, agua marina a 24°C, fotoperiodo de 12hrs luz: 12hrs oscuridad y se alimentaron con un pellet cada segundo día (New Life Spectrum®, 3mm, .020g).

El mantenimiento de los cangrejos en el laboratorio así como su determinación del sexo y medidas morfométricas previas a la realización de esta fase experimental, fue la misma que en el experimento anterior (ver **Recolecta y mantenimiento de organismos**, pág. 16; y **Determinación del sexo y medidas morfométricas**, pág. 17).

4.6.1. Establecimiento de grupos para las cadenas de vacancia

Diferentes autores (Lewis y Rotjan, 2008; Briffa y Austin, 2009; Rotjan et al., 2010; Edquist y Rotjan, 2012) mencionan que para facilitar el intercambio de conchas en una cadena de vacancia se debe elaborar un contexto social artificial compuesto de un número de cangrejos con un gradiente de talla en orden descendente (aprox. 0.25mm entre las tallas de los individuos participantes), ya que se ha observado un movimiento direccional de las cadenas de vacancia en otros cangrejos ermitaños de los organismos grandes a los chicos

(Chase et al., 1988). Para este estudio, los cangrejos fueron estructurados bajo el criterio de su peso corporal, debido a que éste es el atributo de mayor importancia en términos de habilidad competitiva (Gherardi, 2006; Tricarico y Gherardi, 2007), éstos fueron integrados en grupos de cinco organismos cada uno y organizados en las siguientes categorías de peso, después mencionadas en este estudio como posiciones:

- (1) 0.75-0.79g
- (2) 0.60-0.64g
- (3) 0.45-0.49g
- (4) 0.30-0.34g
- (5) 0.15-0.19g

Este rango de talla de los cangrejos ermitaños (0.15-0.79g) fue utilizado debido a que son aquellos que se encuentran con mayor frecuencia en el sitio de colecta (Arce y Alcaraz, 2011). Entre las categorías de peso de los cangrejos participantes existió una diferencia en peso de 15 gramos y cada cangrejo se utilizó una sola vez. Se compararon dos tratamientos, que consistieron en lo siguiente:

- (1) *Cadenas sincrónicas*: todos los cangrejos que integraban una cadena portaron conchas de la especie *S. biserialis* sin ningún tipo de daño, es decir intactas (Figuras 10 y 11).
- (2) *Cadenas asincrónicas*: los cangrejos que integraban una cadena portaron conchas de la especie *S. biserialis* sin ningún tipo de daño excepto los cangrejos de la tercera posición de cada cadena, los cuales portaron conchas cónicas con un nivel alto de daño, es decir, con grandes perforaciones en ambos hemisferios de la concha y con la apertura rota [modificación de Edquist y Rotjan (2012); Figuras 8 y 9]; además se requirió que estas conchas tuvieran un peso doce veces mayor (entre 5.4 y 5.88g) que el peso del cangrejo (entre 0.45 y 0.49g). Se eligió que los cangrejos pertenecientes a la categoría 3 (0.45-0.49g) portaran la concha rota,

porque en éste rango de talla se llevó a cabo el experimento de preferencia y también porque corresponde a la mediana en el registro de las tallas más frecuentes de *C. californiensis* en el sitio de colecta (Arce y Alcaraz, 2011). En cada cadena, se ocupó una concha rota diferente.

Es muy importante que no existiera variación de la talla en los cangrejos participantes entre las cadenas de vacancia *sincrónicas* y *asincrónicas* para que estas no tuvieran un efecto en la interacción de los cangrejos y/o en la resolución de las cadenas. El peso promedio de los cincuenta cangrejos asignados para *cadena* *sincrónicas* ($\bar{x}=0.49 \pm 0.03\text{g ES}$) no tuvo diferencias significativas ($t_{(98)}=0.69$, $p>0.05$; Tabla 1) respecto al peso promedio de los cincuenta cangrejos asignados en las *cadena* *asincrónicas* ($\bar{x}=0.46 \pm 0.029\text{g ES}$). De igual manera, la diferencia porcentual promedio del peso de los cangrejos entre la categorías de los niveles 1 y 5 (60%) en las que fueron agrupados no fue significativa ($U_{(9)}=25.000$, $p>0.05$; Tabla 1) entre las *cadena* *sincrónicas* ($\bar{x}=61.92 \pm 1.16\%$ ES) y las *cadena* *asincrónicas* ($\bar{x}=59.59 \pm 0.67\%$ ES).

Para cada tratamiento, se tuvo una muestra de 10 cadenas, de cinco cangrejos cada una, tal que para el experimento completo se llevaron a cabo 20 cadenas en total.

Tabla 1. Criterios para la comparación de los tratamientos, en los que se estableció la similitud en el peso promedio de los cangrejos entre los tratamientos *cadena sincrónicas* y *cadena asincrónicas*, así como la similitud en el peso de los cangrejos de los niveles 1 y 5 entre tratamientos.

Variables de talla	Cadenas	Cadenas	Estadísticos		
	sincrónicas	asincrónicas			
	media ± ES	media ± ES	Prueba	gl	p
Peso promedio (g)	0.49 ± .03	0.46 ± 0.029	t= 0.69	98	.49
Diferencia de peso: categoría 1-categoría 5 (%)	61.92 ± 1.16	59.59 ± 0.67	U= 25.000	9	.06



Figura 8. Ejemplares de conchas de gasterópodos de *S. biserialis* utilizadas en este estudio. (A) Concha intacta de *S. biserialis* (B) Concha rota.

4.6.2 Diseño experimental

Con base en los modelos lineales descritos anteriormente (ver **Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en *Calcinus californiensis***; pág. 20), a cada cangrejo se le asignó una concha con un ajuste del 50% menor con respecto a su peso y se verificó que dicha concha tuviera la longitud de apertura correspondiente a su peso. Esto se llevó a cabo con el fin de no asignar una concha con un peso menor o mayor al correspondiente (50% ajustado) y que pueda afectar la resolución de las cadenas de vacancia. El método de utilizar conchas ajustadas en una cadena de vacancia fue propuesto por Briffa y Austin (2009) y se utilizó para facilitar el intercambio de este recurso entre ellos, ya que éste tiene un valor bajo. Una vez que se asignó la concha ajustada con respecto al peso de los cangrejos de cada nivel en la cadena, estos fueron aislados en recipientes de vidrio durante 24 horas, con las mismas condiciones de mantenimiento antes mencionadas (ver **Recolecta y mantenimiento de organismos**; pág. 16). Todas las conchas estaban marcadas con su peso para facilitar el registro durante el experimento. En una arena de 16 x 14 x 6cm (0.5L) se colocaron los cangrejos participantes de cada cadena, un cangrejo por cada nivel o estrato de acuerdo a la talla (5 cangrejos por cadena). Éstos permanecieron libres por un periodo de 10 minutos y posteriormente se agregó en la arena una concha de talla holgada para el cangrejo representante del nivel 1 en la cadena (el de mayor talla; Figura 9). Esta concha representa un recurso de alto valor e inicia en el desenvolvimiento de una cadena de vacancia (Elwood, 1995).

Se evaluó por medio del registro de la interacción en las cadenas de vacancia, el beneficio en la población resultante de éstas a través del efecto multiplicador (número de cangrejos que obtienen una nueva concha como resultado de su participación) y del incremento en el índice de ajuste de la concha al final de cada interacción en las cadenas (SAI= x/y ; donde x representa la relación que existe entre la talla de la concha ocupada y el peso del cangrejo que la ocupa y y representa la relación que existe entre la talla de la

concha seleccionada y el peso del cangrejo que la seleccionó), así como las conductas llevadas a cabo por los participantes durante el proceso de estas cadenas. Estos parámetros fueron registrados para cada individuo después de 0, 0.5, 1, 10 y 24h.

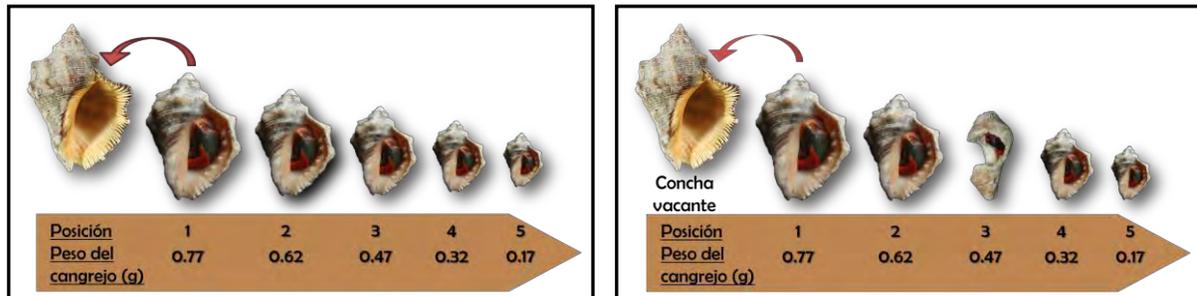


Figura 9. (Izq.) Imagen de un grupo experimental del tratamiento *cadenas sincrónicas*. (Der.) Imagen de un grupo experimental del tratamiento *cadenas asincrónicas*.

4.6.3. Registro de conductas

Las observaciones de conducta se llevaron a cabo durante la primera hora del experimento, aproximadamente entre las 7:00 y 9:00 a.m., horario durante el cual los cangrejos ermitaños se encuentran activos. Se registró la frecuencia de las conductas de los cangrejos ermitaños que estuvieran asociadas con la concha vacante en turno o con otro individuo que estuviera interactuando con ésta, es decir, la frecuencia se calculó dividiendo el número de eventos de las conductas realizadas entre el tiempo de observación (1h). Estas conductas fueron determinadas a partir de una búsqueda de la información bibliográfica disponible (Reese, 1963; Rotjan et al. 2010; Edquist y Rotjan, 2012) y se enlistan a continuación:

- 1) **Latencia:** mediante un cronómetro digital se registró el tiempo que transcurrió desde el inicio de la observación hasta que el primer cangrejo ermitaño tuviera alguna conducta con la concha vacante.
- 2) **Tiempo de ocupación de la concha vacante:** mediante un cronómetro digital se registró el tiempo que transcurrió desde el inicio de la observación hasta que el primer cangrejo ermitaño ocupara la concha vacante.
- 3) **Investigación externa:** el cangrejo explora la superficie externa de la concha vacante utilizando primer y segundo pares de apéndices ambulatorios, quelípedos y antenas.
- 4) **Investigación interna:** el cangrejo examina el interior de la concha vacante utilizando ambos quelípedos, así como el primer y segundo pares de apéndices ambulatorios.
- 5) **Inspección de la apertura de concha:** el cangrejo examina la apertura de la concha vacante utilizando ambos quelípedos, así como el primer y segundo pares de apéndices ambulatorios.
- 6) **Rotación:** el cangrejo sujeta la concha vacante con el primer y segundo pares de apéndices ambulatorios y la hace girar.
- 7) **Golpes cortos:** el cangrejo golpea su concha contra la concha de otro cangrejo que esté en contacto con la concha vacante.
- 8) **Despliegue de quelas:** el cangrejo muestra sus quelas y puede sujetar las quelas o apéndices de otro cangrejo sosteniéndolo a cierta distancia.
- 9) **Retención de la concha:** el cangrejo retiene la concha vacante sujetándola con uno o ambos quelípedos.
- 10) **Resguardo de la concha:** el cangrejo espera por una concha vacía después de tener contacto con la concha.

4.6.4 Análisis de datos

- **Efecto multiplicador:**

Debido a que los datos no correspondieron a una distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov; $Z= 2.012$, $p<0.05$), se realizó una prueba no paramétrica U de Mann-Witney ($\alpha= 0.05$) para detectar entre los dos tratamientos (*cadena sincrónica* y *asincrónica*) si existen diferencias entre el número de individuos que obtienen beneficios en las cadenas de vacancia (efecto multiplicador). Esto se llevó a cabo utilizando los valores de este parámetro para el registro completo, es decir, después de 24 horas del inicio de cada cadena. Aunque la mayoría de los cambios ocurrieron 10 horas después de iniciar el experimento, se les dio un plazo de 24 horas para asegurarnos que no habría más cambios (Borjesson y Szelistowski, 1989; Arce y Alcaraz, 2012). Con el fin de estimar si existen cambios en el efecto multiplicador a través del tiempo (0.5 h, 1h, 10h y 24 h) se realizó un análisis de modelos lineales generalizados mixto (GLMM con distribución Binomial; $\alpha= 0.05$) incluyendo los dos tratamientos. Posteriormente, si se encontró un efecto del tiempo en el efecto multiplicador, se realizó una prueba post-hoc (Bonferroni) para determinar los cambios significativos de ésta variable dependiente a lo largo del tiempo, en cada uno de los tratamientos. Finalmente, para comparar entre tratamientos el cambio en el efecto multiplicador por cada tiempo de observación se realizó una serie de análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0.05$).

- **Cambio en el valor del recurso (ajuste de la concha con respecto a la talla del cangrejo)**

Para determinar si existe un cambio en la calidad del recurso a través de las cadenas de vacancia, se comparó el índice de ajuste (SAI) de las conchas dentro de cada tratamiento al inicio y al final del experimento (0h y 24h) elaborando una prueba no paramétrica de Wilcoxon pareada ($\alpha= 0.05$), ya que los datos no correspondieron a una distribución normal. Se utilizó como variable dependiente el valor promedio del ajuste de las conchas de los individuos que obtuvieron un nuevo recurso a través de este proceso, en cada cadena de vacancia. Para estimar si los cangrejos ermitaños obtuvieron recursos de mejor calidad ya sea para las cadenas *sincrónicas* o para las cadenas *asincrónicas*, se realizó una prueba no paramétrica U de Mann-Witney ($\alpha= 0.05$) utilizando los valores promedio del ajuste de las conchas para en cada tratamiento al inicio y al final del experimento.

Adicionalmente, para conocer si todos los estratos de las cadenas se benefician de manera similar o existen diferencias entre ellos, se estimó el efecto de la categoría de talla en el incremento del SAI. Para esto, se realizó un análisis de modelos lineales generalizados mixto (GLMM con distribución Binomial; $\alpha= 0.05$) incluyendo los dos tratamientos y posteriormente una prueba post-hoc (Bonferroni) para determinar las diferencias significativas del efecto de las categorías de talla sobre el SAI. Finalmente se comparó el incremento en el SAI por categoría de talla entre los dos tratamientos a través de una serie de pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0.05$).

- **Conducta**

El análisis correspondiente a las conductas se realizó agrupándolas en una de las siguientes categorías:

- a) **Tiempo de respuesta:** latencia y tiempo de ocupación de la concha vacante.
- b) **Conductas de Investigación:** investigación externa de concha, investigación interna de concha, examinación de apertura de concha y rotación de concha.
- c) **Conductas agonísticas:** golpes de concha y despliegue de quelas.
- d) **Conductas de defensa de concha:** retención de concha y resguardo de la misma.

Para determinar las diferencias entre la latencia y el tiempo de ocupación de la concha vacante para cada tratamiento, se elaboró una prueba no paramétrica de Wilcoxon pareada ($\alpha= 0.05$). Se compararon los dos tratamientos experimentales para estimar las diferencias en la latencia y en el tiempo de ocupación de la concha vacante a través de una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para cada una de las variables ($\alpha= 0.05$).

Para llevar a cabo el análisis estadístico de las conductas restantes se sumaron para cada cadena los eventos de todas las conductas que constituyen los grupos de conductas, y se calculó su frecuencia de acuerdo con el tiempo de observación (60min). Estas frecuencias se calcularon para las cadenas *sincrónicas* y *asincrónicas* por separado.

Para estimar si existieron diferencias en el tipo de conductas realizadas entre los dos tratamientos (investigación de concha, agonísticas y defensa de concha), se realizó un análisis de modelos lineales generalizados mixto (GLMM con distribución Binomial; $\alpha= 0.05$) y una prueba post-hoc (Bonferroni) para estimar las diferencias en la frecuencia promedio por cada tipo de conducta. Con el fin de examinar las diferencias en el promedio de las conductas (conductas de investigación, agonísticas y conductas de defensa de

concha) entre los tratamientos, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0.05$) para cada tipo de conducta.

Posteriormente, se realizaron un par de análisis de modelos lineales generalizados mixtos (GLMM con distribución binomial; $\alpha= 0.05$) incluyendo los dos tratamientos para estimar el efecto de la categoría de talla (categorías 1, 2, 3, 4 y 5) en la frecuencia promedio de las conductas de investigación de concha y de las conductas agonísticas. Adicionalmente para cada modelo, se realizó una prueba post-hoc (Bonferroni) para estimar las diferencias por categoría de talla en la frecuencia promedio de las conductas correspondientes. Se realizaron una serie de pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis ($\alpha= 0.05$) para examinar las diferencias entre los dos tratamientos en la frecuencia promedio de conductas de investigación de conchas por categoría de talla (categorías 1, 2, 3, 4 y 5) al igual que se hizo para las conductas agonísticas (Kruskal-Wallis; $\alpha= 0.05$).

5. RESULTADOS

5.1. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en *Calcinus californiensis*

El análisis de preferencia de conchas a través del método de Lizka y Underwood, muestra que *C. californiensis* seleccionó con mayor frecuencia conchas intactas de *S. biserialis* que las conchas rotas (Ver χ^2 Total, Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los experimentos de selección de *C. californiensis* por conchas intactas (*S. biserialis*) y conchas rotas.

	Tipo de concha	
	Intacta <i>S.biserialis</i> (I)	Rota (R)
Tratamiento c/alternativa (N_I)	20	0
Tratamiento s/alternativa (N_R)	10	5
Esperados (E_i)	13.33	6.66
χ^2 total	9.98*	

Número de conchas seleccionadas por *C. californiensis* en los tratamientos con y sin alternativas. Las frecuencias esperadas (E_i) se compararon con los valores de N_I (cangrejos ocupando conchas intactas en la fase de preferencia con alternativas) o N_R (cangrejos ocupando conchas rotas en la fase de preferencia con alternativas) usando el valor del test de $\chi^2_{(1)}$ ($p < 0.05$). El símbolo (*) indica que existen diferencias significativas en χ^2 total.

5.2. Cadenas de vacancia

- Efecto Multiplicador

En todos los ensayos de cadenas sincrónicas y cadenas asincrónicas se desarrollaron las cadenas de vacancia al agregar una nueva concha en la parte superior del gradiente de talla. El efecto multiplicador en un período de 24 horas fue significativamente mayor en las cadenas sincrónicas (\bar{x} cadenas sincrónicas= 4.9 ± 0.1 , \bar{x} cadenas asincrónicas= 3.2 ± 0.2 ; $U_{(19)}=1.500$, $p<0.05$; Figura 10).

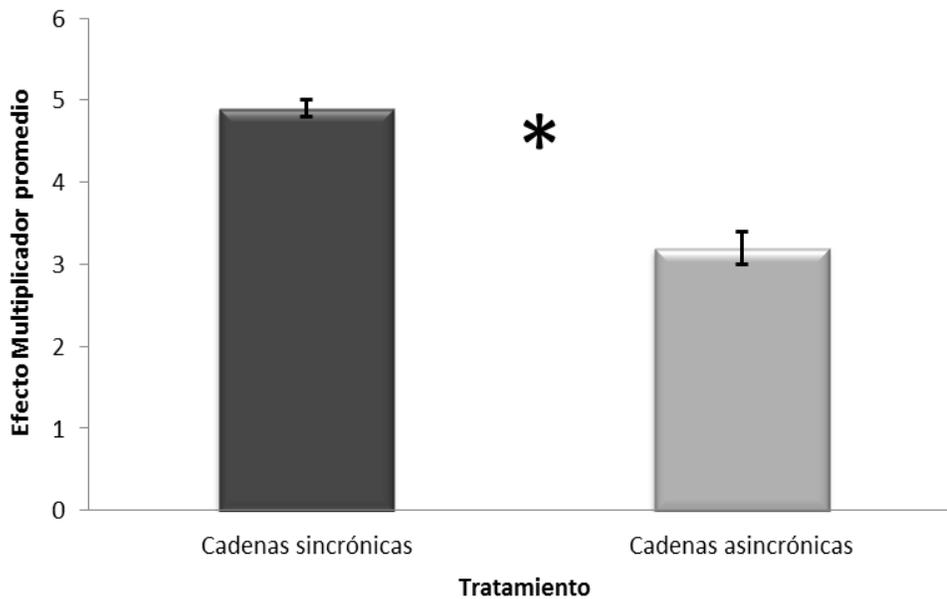


Figura 10. Efecto multiplicador promedio y error estándar en los tratamientos *cadenas sincrónicas* (barra oscura) y *cadenas asincrónicas* (barra clara). El símbolo (*) indica diferencias significativas entre tratamientos ($U_{(19)}=1.500$, $p<0.05$).

El modelo lineal generalizado univariado mixto mostró un efecto del tiempo en el efecto multiplicador promedio (EM) en los ensayos de las cadenas de vacancia, para *cadenas sincrónicas* y *asincrónicas* ($F_{(3)}=14.11$, $p<0.05$), señalando que se encontraron diferencias significativas en el efecto multiplicador entre las 1 y 10 horas en ambos tratamientos (prueba de Bonferroni, $p<0.05$, Tabla 3). Se encontraron diferencias

significativas en el efecto multiplicador (EM) entre los dos tratamientos a las 10 horas y 24 horas (prueba de Kruskal- Wallis, $p < 0.05$, Tabla 3).

Tabla 3. Efecto del tiempo sobre el Efecto Multiplicador EM comparando el efecto multiplicador promedio entre los tratamientos *cadena s sincrónicas* y *cadena s asincrónicas* en función del tiempo (0.5, 1, 10 y 24h).

Variables de EM	Cadenas sincrónicas	Cadenas asincrónicas	Estadísticos		
	media \pm ES	media \pm ES	χ^2	gl	p
EM 0.5 h.	0.6 \pm 0.16a	1.0 \pm 0.33a	0.54	1	0.53
EM 1 h.	0.9 \pm 0.17a	1.4 \pm 0.22a	2.67	1	0.18
EM 10 h.	4.2 \pm 0.24b	3.0 \pm 0.14b	9.66	1	0.00*
EM 24 h.	4.9 \pm 0.10b	3.2 \pm 0.20b	16.55	1	0.00 *

Las diferencias significativas entre el tiempo para cada tratamiento se muestran con las letras a, b (Bonferroni, $p < 0.05$). El símbolo (*) indica diferencias significativas entre tratamientos (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

- **Cambio en el índice de ajuste de la concha respecto al peso del cangrejo (SAI, Shell Adequacy Index)**

La prueba de rangos de Wilcoxon con los datos de los Índices de ajuste de la concha respecto al peso del cangrejo mostró que el SAI final es mayor que el SAI inicial en el tratamiento *cadena s sincrónicas* (\bar{x} SAI inicial= 0.50 \pm 0.001g ES, \bar{x} SAI final= 0.69 \pm 0.003g ES; $Z_{(49)} = -2.80$, $p < 0.05$) y en el tratamiento *cadena s asincrónicas* (\bar{x} SAI inicial= 0.50 \pm 0.002g ES, \bar{x} SAI final= 0.74 \pm 0.008g ES; $Z_{(49)} = -2.80$, $p < 0.05$).

No se encontraron diferencias significativas ($U_{(99)} = 46.000$, $p > 0.05$) en el SAI promedio inicial entre los tratamientos *cadena s sincrónicas* ($\bar{x} = 0.50 \pm 0.001g$ ES) y *cadena s asincrónicas* ($\bar{x} = 0.50 \pm 0.002g$ ES), siendo establecido como parte del método el criterio de iniciar con un índice de ajuste similar entre los dos tratamientos. Sin embargo, el SAI final en *cadena s asincrónicas* ($\bar{x} = 0.74 \pm 0.008g$ ES) fue significativamente mayor que en las *cadena s sincrónicas* ($\bar{x} = 0.69 \pm 0.003g$ ES; $U_{(99)} = 2.000$, $p < 0.05$; Figura 11).

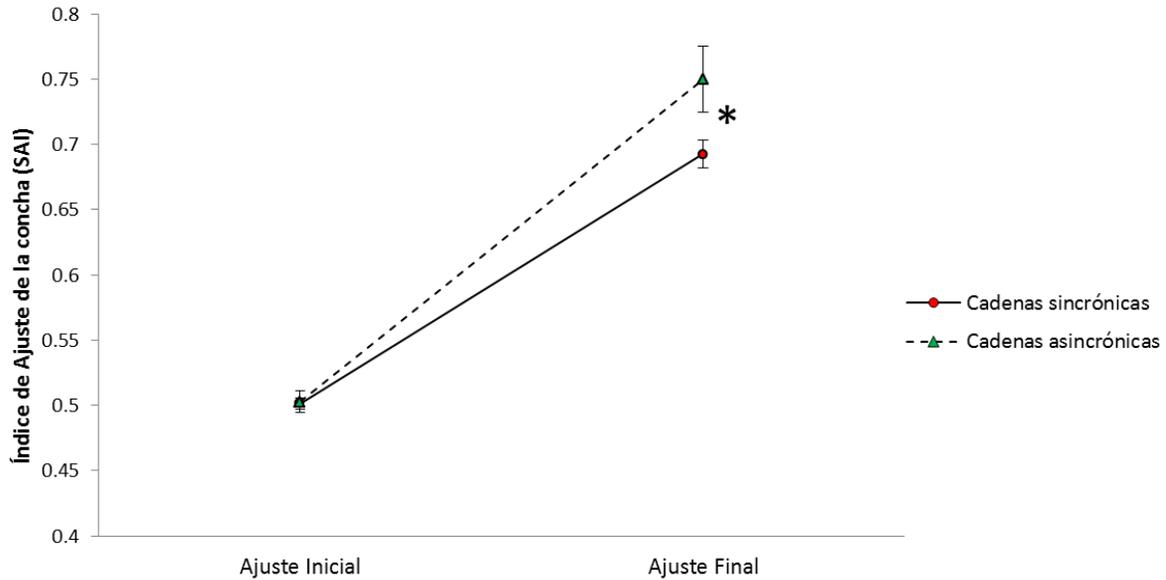


Figura 11. Índice promedio y error estándar del ajuste inicial y final de la concha respecto al peso del cangrejo del tratamiento *cadena sincrónica* (círculos y línea continua) y *cadena asincrónica* (triángulos y línea punteada). El símbolo (*) indica diferencias significativas entre tratamientos ($U_{(99)}=2.000$, $p<0.05$).

El modelo lineal generalizado univariado mixto mostró que hay un efecto de la categoría de talla en el incremento en el SAI en las *cadena sincrónica* y en las *cadena asincrónica* ($F_{(4)}= 6.275$, $P<0.05$). En las *cadena sincrónica*, el incremento promedio del SAI fue mayor para la posición 1 ($\bar{x}=54.34 \pm 1.79\%$ ES; Prueba de Bonferroni, $p<0.05$) que para las posiciones 2, 3, 4 y 5 ($\bar{x}Pos2=10.65 \pm 0.64\%$ ES; $\bar{x}Pos3=7.32 \pm 0.44\%$ ES; $\bar{x}Pos4=11.52 \pm 0.75\%$ ES; $\bar{x}Pos5=12.98 \pm 3.70\%$ ES; Figura 12), las cuales fueron similares entre ellas (Prueba de Bonferroni; $p<0.05$).

De manera similar, en las *cadena asincrónica* el incremento promedio del SAI fue mayor para la posición 1 ($\bar{x}=54.09 \pm 1.19\%$ ES; Prueba de Bonferroni, $p<0.05$) que para las posiciones 2, 3, 4 y 5 ($\bar{x}Pos2=17.34 \pm 7.37\%$ ES; $\bar{x}Pos3=0 \pm 0\%$ ES; $\bar{x}Pos4=27.11 \pm 2.65\%$ ES; $\bar{x}Pos5=27.15 \pm 4.54\%$ ES). Sin embargo en este caso, los cangrejos de la posición 3 (o categoría de talla 3; cangrejos en conchas rotas) no obtuvieron un incremento en el SAI,

mientras que el beneficio fue distribuido de manera uniforme entre las posiciones 2, 4 y 5 (Prueba de Bonferroni, $p > 0.05$; Figura 12).

Adicionalmente, se encontraron diferencias significativas en el incremento promedio del SAI por categoría de talla (posición en la cadena: 1, 2, 3, 4 y 5) entre los dos tratamientos. En la posición 3 ($\chi^2_{(1)} = 16.32$, $p < 0.05$), los cangrejos de las cadenas asincrónicas no cambiaron su concha, mientras que en las posiciones 4 ($\chi^2_{(1)} = 10.58$, $p < 0.05$) y 5 ($\chi^2_{(1)} = 3.90$, $p < 0.05$) los cangrejos de las *cadenas asincrónicas* obtuvieron mayor beneficio que en las *cadenas sincrónicas* (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.05$; Figura 12).

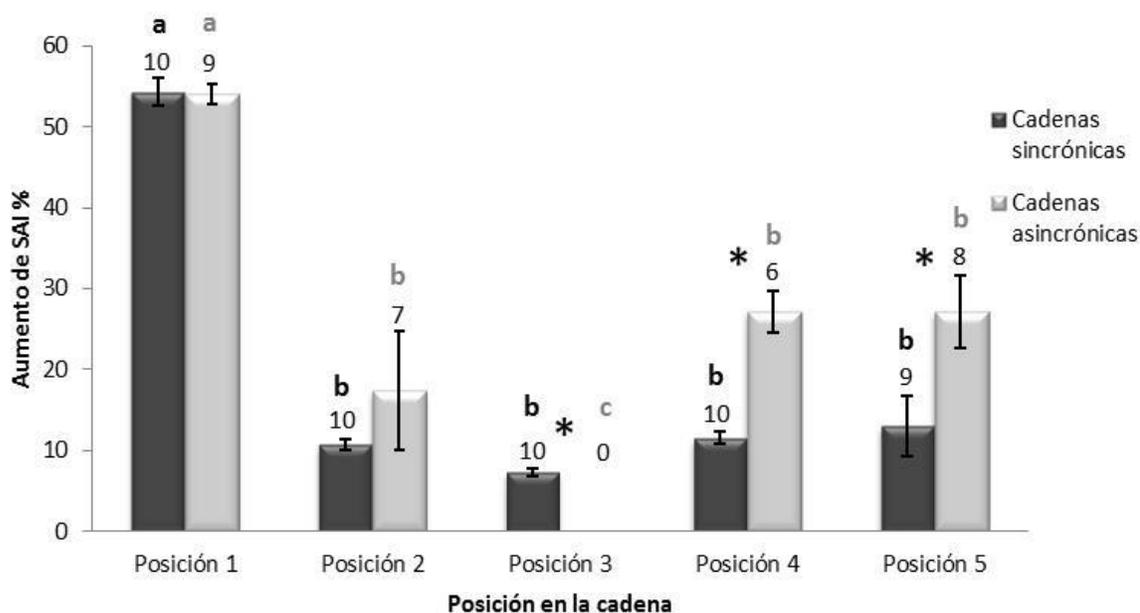


Figura 12. Incremento promedio y error estándar del índice de ajuste de la concha respecto al peso del cangrejo en función de la categoría de talla (Posición 1, 2, 3, 4 y 5 en la cadena) para los tratamientos *cadenas sincrónicas* (barras oscuras) y *cadenas asincrónicas* (barras claras). Las diferencias significativas para cada tratamiento se muestran con las letras a, b, c (Bonferroni, $p < 0.05$). El símbolo (*) indica diferencias significativas entre tratamientos (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.05$). Los números por encima de las barras indican el número de cangrejos que obtuvieron una concha nueva en las cadenas de vacancia.

- **Conducta**

En las *cadena*s *sincrónicas* no existen diferencias significativas entre la latencia (tiempo en que algún miembro de la cadena interactuó con la concha vacante) y el tiempo en que algún miembro de la cadena ocupó la concha vacante según la prueba estadística de rangos de Wilcoxon ($Z_{(9)}=-1.96$, $p>0.05$). En las *cadena*s *asincrónicas* el tiempo de ocupación de la concha inicial vacante fue significativamente mayor ($Z_{(9)}=-2.80$, $p<0.05$) que el tiempo de la latencia, sin embargo, entre tratamientos estas conductas no fueron diferentes (Latencia: $U_{(19)}=23.000$, $p>0.05$; Tiempo de ocupación: $U_{(19)}=29.000$, $p>0.05$; Figura 13).

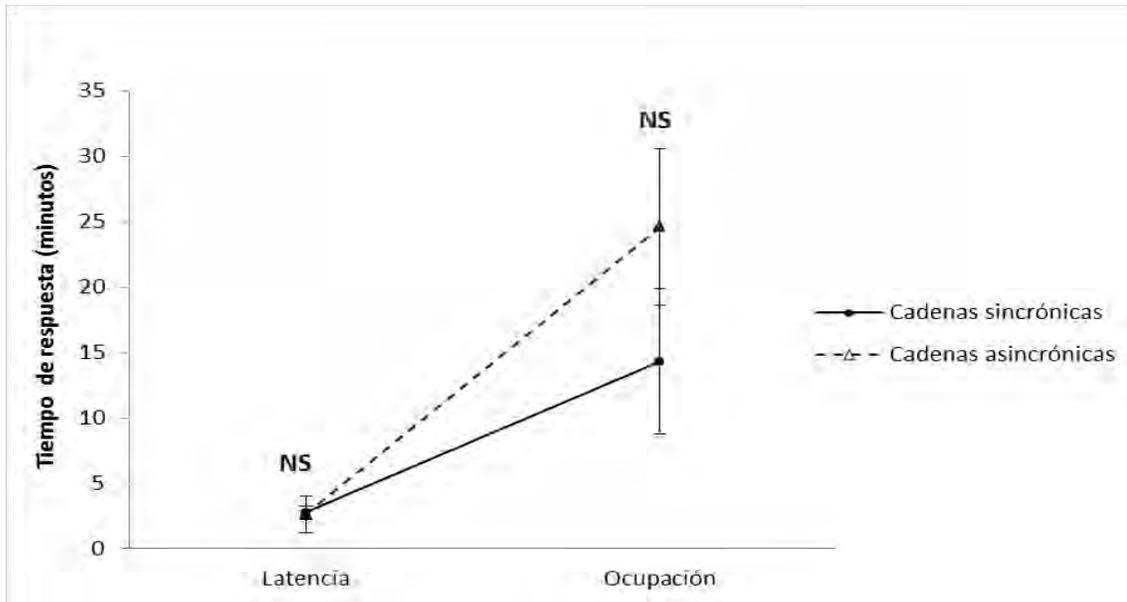


Figura 13. Latencia promedio y tiempo promedio de ocupación de la concha vacante del tratamiento *cadena*s *sincrónicas* (latencia $\bar{x}=2.76 \pm 0.50$ min ES, tiempo de ocupación $\bar{x}=14.33 \pm 5.52$ min ES; círculos y línea continua) y *cadena*s *asincrónicas* (latencia $\bar{x}=2.66 \pm 1.40$ min ES, tiempo de ocupación $\bar{x}=24.61 \pm 5.99$ min ES; triángulos y línea punteada). Las letras NS indican que no existen diferencias significativas entre tratamientos (latencia: $U_{(19)}=23.000$, $p>0.05$; ocupación: $U_{(19)}=29.000$, $p>0.05$).

El modelo lineal generalizado univariado mixto con los datos de la frecuencia promedio del tipo de conducta (conductas de investigación, agonísticas y defensa de concha) realizada por los cangrejos ermitaños en los ensayos de cadenas de vacancia, arrojó que sólo con el factor tipo de conducta existen diferencias significativas entre la frecuencia de las conductas realizadas tanto en las *cadenas sincrónicas* como en las *asincrónicas* ($F_{(2)}=35.52$, $p<0.05$), pero la interacción entre tipo de conducta-tratamiento no posee un efecto significativo sobre las frecuencias de las conductas realizadas por los cangrejos ($F_{(2)}=1.422$, $p>0.05$). Los cangrejos del tratamiento *cadenas sincrónicas* realizaron una frecuencia promedio mayor de conductas de investigación ($\bar{x}=0.23 \pm 0.02$ evento/min ES) y de conductas agonísticas ($\bar{x}=0.18 \pm 0.03$ eventos/min ES) que de conductas de defensa de concha ($\bar{x}=0.02 \pm 0.005$ eventos/min ES). Sin embargo, los cangrejos del tratamiento *cadenas asincrónicas* realizaron una frecuencia promedio mayor de conductas de investigación ($\bar{x}=0.28 \pm 0.03$ eventos/min ES) que de conductas agonísticas ($\bar{x}=0.14 \pm 0.03$ eventos/min ES), y éstas conductas fueron realizadas con mayor frecuencia que las conductas de defensa de concha ($\bar{x}=0.003 \pm 0.001$ eventos/min ES; prueba de Bonferroni, $p<0.05$; Figura 14).

Debido a que el modelo lineal generalizado univariado mixto no arrojó diferencias significativas cuando se analizó el factor tratamiento en las frecuencias del tipo de conducta (conductas de investigación, agonísticas y defensa de concha) realizadas, no se realizaron las pruebas de Kruskal-Wallis entre tratamientos.

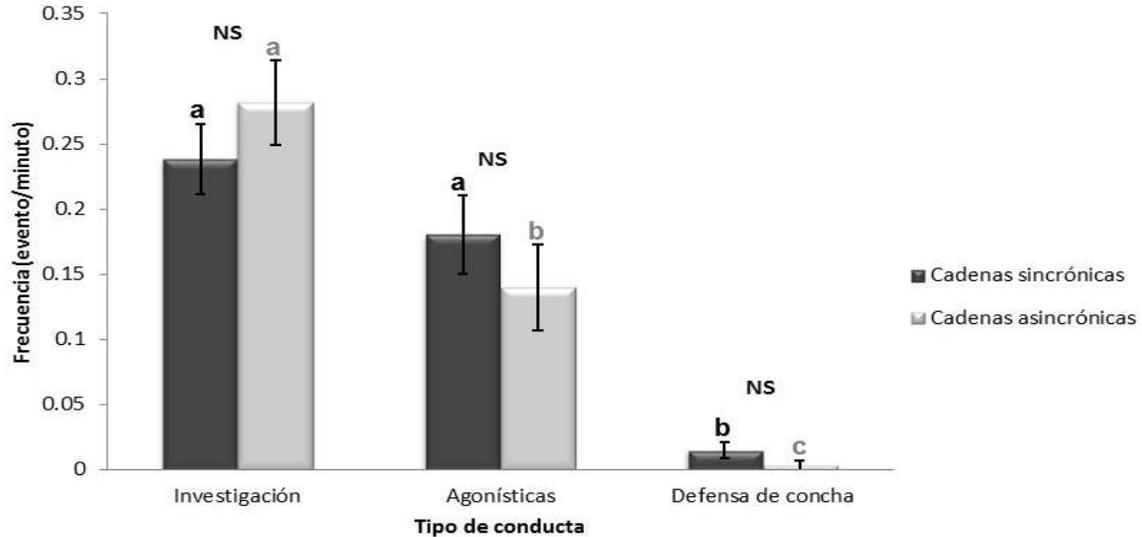


Figura 14. Frecuencia promedio del tipo de conducta realizada por los cangrejos ermitaños para los tratamientos *cadena sincrónica* (barras oscuras) y *cadena asincrónica* (barras claras). Las diferencias significativas para cada tratamiento se muestran con las letras a, b, c (Bonferroni, $p < 0.05$). Las letras NS significan que no existen diferencias significativas entre tratamientos (GLMM, $p > 0.05$).

Respecto a la conducta de investigación, el modelo lineal generalizado univariado mixto con los datos de la frecuencia promedio de ésta conducta realizada por los cangrejos ermitaños en los ensayos de cadenas de vacancia, arrojó que existen diferencias significativas entre la posición que tienen los cangrejos en la cadena debido a la categoría de talla a la que pertenecen en *cadena sincrónica* y en *cadena asincrónica* ($F_{(4)} = 6.802$, $p < 0.05$). Los cangrejos de las posiciones 1, 2 y 3 ($\bar{x}_{Pos1} = 0.06 \pm 0.01$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos2} = 0.09 \pm 0.02$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos3} = 0.04 \pm 0.01$ evento/min ES) investigaron más en promedio que los cangrejos de las posiciones 4, 5 ($\bar{x}_{Pos4} = 0.02 \pm 0.006$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos5} = 0.02 \pm 0.008$ evento/min ES) en el tratamiento *cadena sincrónica* (Prueba de Bonferroni, $p > 0.05$). En el tratamiento *cadena asincrónica*, los cangrejos de las posiciones 1, 2, 4 ($\bar{x}_{Pos1} = 0.09 \pm 0.01$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos2} = 0.09 \pm 0.02$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos4} = 0.05 \pm 0.01$ evento/min ES) investigaron más en promedio que los cangrejos de las posiciones 3 y 5 ($\bar{x}_{Pos3} = 0.01 \pm 0.003$ evento/min ES; $\bar{x}_{Pos5} = 0.02 \pm 0.01$ evento/min ES; prueba de Bonferroni, $p < 0.05$; Figura 15)

Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia promedio de las conductas de investigación realizadas por los cangrejos ermitaños respecto a la categoría de talla (posición en la cadena: 1, 2, 3, 4 y 5) en las posiciones 3 ($X^2_{(1)}= 4.02$, $p>0.05$) y 4 ($X^2_{(1)}= 4.38$, $p>0.05$) cuando se compararon las cadenas *sincrónicas* y las *cadena asincrónicas* (prueba de Kruskal-Wallis, $p<0.05$; Figura 15).

Respecto a las conductas agonísticas, el modelo lineal generalizado univariado mixto con los datos de la frecuencia promedio de ésta conducta realizada por los cangrejos ermitaños en los ensayos de cadenas de vacancia, arrojó que existen diferencias significativas entre la posición que tienen los cangrejos en la cadena debido a la categoría de talla a la que pertenecen en *cadena sincrónicas* y en *cadena asincrónicas* ($F_{(4)}=7.163$, $p<0.05$). Los cangrejos de las posiciones 1,2 y 3 (\bar{x} Pos1=0.06 \pm 0.01evento/min ES; \bar{x} Pos2=0.03 \pm 0.01evento/min ES; \bar{x} Pos3=0.04 \pm 0.01evento/min ES) mostraron mayor frecuencia de conductas agonísticas en promedio que los cangrejos de las posiciones 4, 5 (\bar{x} Pos4=0.01 \pm 0.006evento/min ES; \bar{x} Pos5=0.01 \pm 0.003evento/min ES) en el tratamiento *cadena sincrónicas*. En el tratamiento *cadena asincrónicas*, los cangrejos de las posiciones 1, 2, 4 (\bar{x} Pos1=0.05 \pm 0.01evento/min ES; \bar{x} Pos2=0.04 \pm 0.01evento/min ES; \bar{x} Pos4=0.03 \pm 0.009evento/min ES) mostraron mayor frecuencia de conductas agonísticas que los cangrejos de las posiciones 3 y 5 (\bar{x} Pos3=0.01 \pm 0.004evento/min ES; \bar{x} Pos5=0.01 \pm 0.004evento/min ES; prueba de Bonferroni, $p<0.05$; Figura 15).

Se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis; $p<0.05$) en las conductas agonísticas promedio realizadas por los cangrejos ermitaños respecto a la categoría de talla (posición en la cadena: 1, 2, 3, 4 y 5) en la posición 3 ($X^2_{(1)}= 7.88$, $p>0.05$) cuando se compararon *cadena sincrónicas* y *cadena asincrónicas* (prueba de Kruskal-Wallis, $p<0.05$; Figura 15).

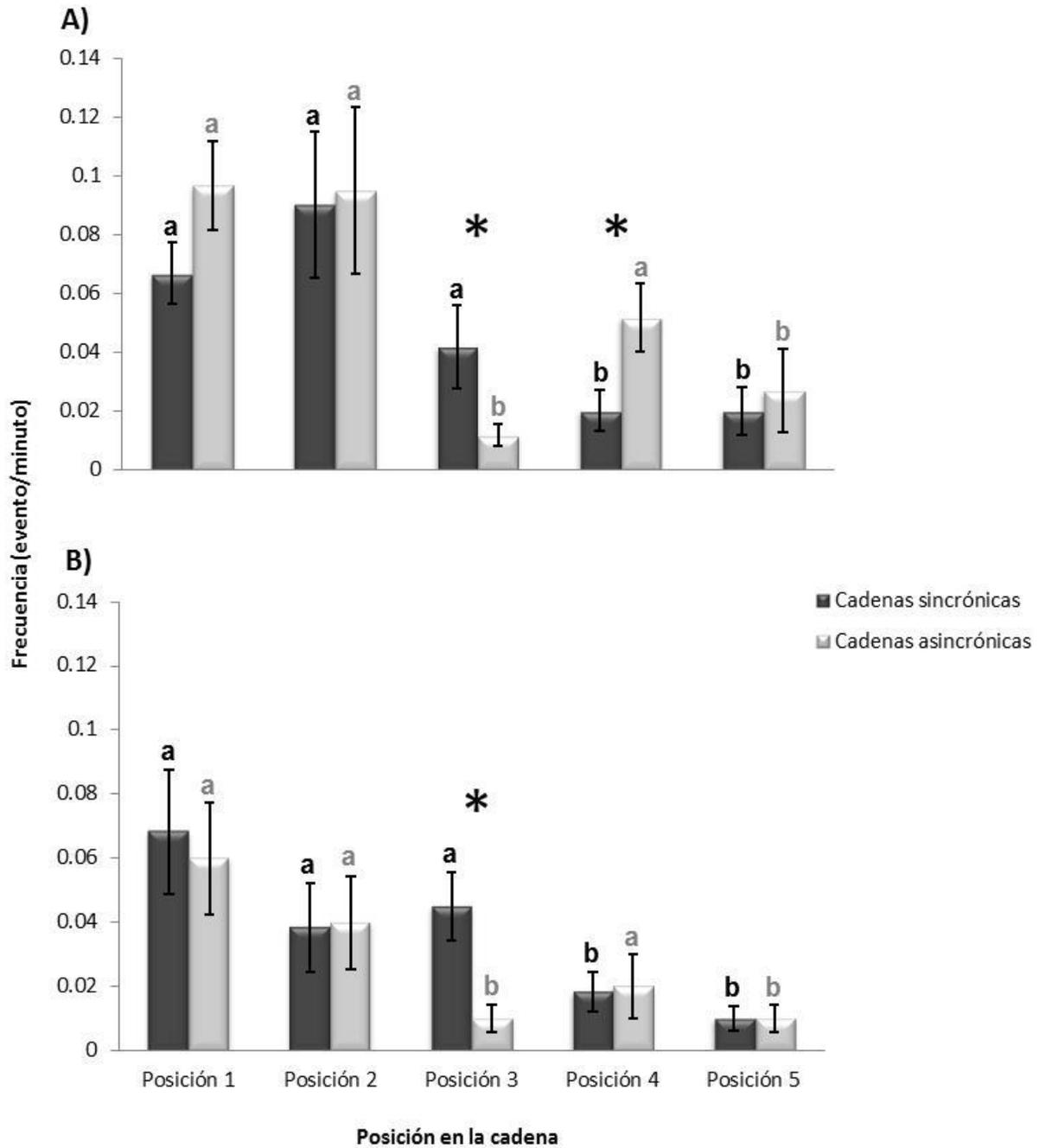


Figura 15. Frecuencia promedio de las **A)** Conductas de investigación y **B)** Conductas agonísticas realizadas por los cangrejos ermitaños en función de la categoría de talla (Posición 1, 2, 3, 4 y 5 en la cadena) para los tratamientos cadenas *sincrónicas* (barras oscuras) y cadenas *asincrónicas* (barras claras). Las diferencias significativas para cada tratamiento se muestran con las letras a, b (Bonferroni, $p < 0.05$). El símbolo (*) indica diferencias significativas entre tratamientos (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

6. DISCUSIÓN

6.1. Experimento de preferencia de conchas intactas o rotas en *Calcinus californiensis*

Los cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis* evaluados en este trabajo mostraron una clara preferencia por las conchas intactas sobre las conchas rotas. Las conchas rotas se caracterizan por carecer de una porción de su superficie externa, haciendo visible la columela y generando una cavidad de menor tamaño relativo a su peso y dimensiones morfométricas. El peso excesivo de las conchas rotas se debe a que el cangrejo tiene que cargar el refugio completo habitando solamente una cavidad pequeña, lo cual las hace proporcionalmente más pesadas que las intactas (Jofre, 2012).

El uso de refugios móviles como las conchas vacías de gasterópodos resulta costoso para los cangrejos ermitaños. Herreid y Full (1986), realizaron un estudio con el cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus* en el que compararon el consumo de oxígeno requerido por los cangrejos en movimiento sin concha con el consumo de oxígeno requerido por los cangrejos en movimiento portando una concha, resultando en un incremento del 50% en la demanda de oxígeno para los cangrejos ermitaños que portaron una concha. Como consecuencia, los cangrejos que ocupan conchas rotas con un peso relativo mayor que las conchas intactas conllevan un costo energético mayor. Briffa y Elwood (2005) describieron los costos energéticos que pagan los cangrejos ermitaños marinos de la especie *Pagurus bernhardus* que ocupan conchas incrustadas por epibiontes, estos epibiontes le confieren un peso adicional a la concha, al igual que ocurre con las conchas rotas utilizadas en este trabajo (Bell, 2009; Aires y Mantelatto, 2010). En su estudio, Briffa y Elwood (2005) reportaron que estos cangrejos mostraron niveles elevados de lactato en su hemolinfa en comparación con aquellos cangrejos que ocuparon conchas no incrustadas por epibiontes. El lactato es un intermediario metabólico de la glucólisis y el aumento de la concentración de este ocurre generalmente cuando la demanda de energía en tejidos musculares sobrepasa la disponibilidad de oxígeno en

sangre. Además, los cangrejos ermitaños de la especie *Coenobita compressus* parecen seleccionar conchas que son suficientemente grandes, pero no muy pesadas (Elwood y Neil, 1992; Osorno et al., 1998), sugiriendo que los cangrejos ermitaños prefieren evitar los costos energéticos adicionales de cargar un peso extra. Adicionalmente, se ha probado en diferentes experimentos publicados que cargar con una concha pesada reduce las tasas de crecimiento (Osorno et al., 1998), deprime la tasa metabólica (Alcaraz y Kruesi, 2011), disminuye la tasa de reproducción (Hazlett et al., 2005) y la tasa de forrajeo (Alcaraz, datos no publicados).

Así, los resultados en este estudio muestran que aunque los cangrejos ermitaños utilizan conchas rotas en la localidad de Playa Troncones (Guerrero), probablemente no se debe a que los individuos de esta especie muestren una preferencia por este tipo de recursos (Pechenik y Lewis, 2000), ya que además de representar costos relacionados con su peso, las conchas dañadas pueden hacer a los cangrejos más vulnerables a la desecación y a la depredación (McClintock, 1985; Angel, 2000). Se debe tomar en cuenta que para varias poblaciones de cangrejos ermitaños, en las que las conchas vacías constituyen un recurso limitado, muchos organismos ocupan refugios inadecuados (Osorno et al., 1998). El conocimiento previo de la preferencia de conchas intactas sobre rotas mediante el experimento de preferencia, fue esencial para el experimento posterior realizado en este estudio, en el que se evaluó la actividad de los individuos en los procesos de cadenas de vacancia, ya que de esta manera nos aseguramos que las conchas rotas constituyen para los cangrejos ermitaños de esta especie un recurso inadecuado. Así, colocamos de manera certera un cangrejo portando esta concha inadecuada (y no preferida) en la mitad de la cadena (tercera posición) para conformar *cadena* *asincrónicas*.

6.2. Cadenas de vacancia

En estudios previos, se ha observado que los cangrejos ermitaños se agregan en sitios donde los intercambios de conchas ocurren (Osorno et al., 1998) sugiriendo que las cadenas de vacancia ocurren en poblaciones de cangrejos ermitaños de manera natural (Mc Lean, 1974; Osorno et al., 1998) y estas cadenas han sido hasta ahora descritas y estudiadas para varias especies de cangrejos ermitaños:

Lewis y Rotjan (2008) y Rotjan et al. (2010) trabajaron con el cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita clypeatus*, Edquist y Rotjan (2012) con el acuático *Pagurus longicarpus* y Briffa (2013) con *Pagurus bernhardus*, encontrando de manera similar en todas estas especies que las cadenas de vacancia pueden proporcionar beneficios agregados en la calidad de la concha obtenida a través de varios participantes, calculando un efecto multiplicador promedio para cadenas sincrónicas de 3.2, 3.9, 3.8 y 3.4, respectivamente. Esto quiere decir que en promedio se ha reportado que en promedio 3.6 cangrejos ermitaños obtienen un mejor recurso a través de las cadenas de vacancia. En el presente trabajo se estimó un efecto multiplicador promedio de 4.9 cangrejos para las cadenas de vacancia de tipo *sincrónicas*, siendo mayor que lo que ha sido reportado en la literatura posiblemente por los diferentes índices de ajuste y especies de conchas en las que los cangrejos iniciaron el experimento, también fue significativamente mayor que en las cadenas de tipo *asincrónicas* donde el efecto multiplicador promedio fue de 3.2 cangrejos, indicando que los beneficios de la entrada de la nueva concha se propagó a través de más individuos en las *cadenas sincrónicas*.

Los datos obtenidos del efecto multiplicador en este estudio son consistentes con estimados previos entre 3 y 4 en cadenas de vacancia que involucran empleos y/o hogares en humanos y 3.6 para las cadenas de vacancia en cangrejos ermitaños (Chase y DeWitt, 1988; Chase et al., 1988). Chase (2012) menciona que la razón de la similitud en esta cifra de individuos que se benefician a través de las cadenas de vacancia se debe a alguna

correspondencia aún por descubrir con la demografía de los seres humanos y los cangrejos ermitaños (tasas de natalidad y mortalidad o las tasas a las cuales un nuevo recurso es reproducido y usado).

De acuerdo con Chase et al., (1988), y Chase y DeWitt (1988) las cadenas de vacancia frecuentemente progresan de los cangrejos de tallas grandes a los cangrejos de tallas pequeñas, lo cual sucedió en las *cadenas sincrónicas* reportadas en el presente trabajo. Sin embargo, esto no ocurrió en las *cadenas asincrónicas*, y contrario a lo que se esperaba de acuerdo con la hipótesis planteada, los cangrejos asignados a la tercera posición portando una concha rota no obtuvieron un nuevo recurso a través de este proceso. En un reporte previo sobre cadenas de vacancia en el cangrejo ermitaño *C. clypeatus*, Lewis y Rotjan (2008) en el que formaron grupos de 5 individuos con un gradiente de talla, colocando de manera similar a un cangrejo portando una concha altamente dañada en la mitad del gradiente de talla (tercera o cuarta posición), las cadenas se resolvieron con un efecto multiplicador promedio de 2.8. En este caso sí sucedió la participación y el cambio a un mejor recurso por parte del cangrejo que ocupó la concha rota, que al quedar desocupada interrumpió por completo el flujo del recurso en la cadena. En las *cadenas asincrónicas* del presente trabajo el cangrejo que se colocó siempre en la tercera posición utilizando una concha rota nunca participó, pero el flujo de la cadena de vacancia no se interrumpió, saltándose este estrato hacia las posiciones 4 y 5. Lo anterior sugiere que la calidad de las conchas ocupadas por los participantes de las cadenas de vacancia puede tener efectos en la dinámica de la distribución de recursos a través de este proceso. Sin embargo, esto aún no explica por qué en el trabajo de Lewis y Rotjan (2008) se interrumpió la cadena de vacancia y en este trabajo continuó la actividad, alcanzando un efecto multiplicador con un valor de 3.2 cangrejos en promedio y permitiendo la participación de los estratos inferiores de las cadenas.

Aunque Scully (1979) y Cid (2012) propusieron que los cangrejos ermitaños que habitan en conchas dañadas tienen una mayor motivación por cambiar este recurso en

mal estado por uno de mejor calidad, en este trabajo es posible que los individuos que ocupaban la concha rota no hayan obtenido un mejor recurso a través de las cadenas de vacancia debido a que los costos de portar conchas rotas fueron tan grandes que la motivación no fue suficiente para que estos participaran y cambiaran su recurso por uno de mayor calidad. En este estudio se estableció que las conchas fueran 12 veces más pesadas que el cangrejo que las portaba, similar a la proporción de peso concha/cangrejo observada en su medio natural para los individuos que ocupan las conchas más dañadas (Jofre, 2012). Sin embargo, aunque no ha sido comprobado en *C. californiensis*, estas proporciones de la talla del refugio de mala calidad podrían también imposibilitar el movimiento y la maniobra de los cangrejos ermitaños al modificar su centro de masa de manera que arrastren una mayor superficie de la concha durante la locomoción (Alcaraz y Kruesi, 2011) excediendo las posibilidades del individuo portador de sobreponerse a estos costos.

En el presente trabajo, el tiempo necesario para que ocurrieran todos los cambios de recursos en las cadenas de vacancia fue máximo de diez horas. Algunos autores reportan con diferentes trabajos de cadenas de vacancia en cangrejos ermitaños han utilizado diferentes tiempos de observación: en un estudio con *P. longicarpus* 45 minutos fueron suficientes para que ocurrieran todos los cambios de recurso (Chase et al., 1988). Estudios posteriores con *P. longicarpus* en ambiente natural y en el laboratorio han observado el proceso en períodos de 24 horas (Briffa y Austin, 2009; Rotjan et al., 2010; Edquist y Rotjan, 2012). También en un trabajo en su ambiente natural con *C. clypeatus* (Lewis y Rotjan, 2008) los autores demostraron que el efecto de proporcionar nuevas conchas en una población es detectable 6 meses después de su introducción. Las diferencias con nuestra especie de estudio se podrían deber a diferencias en las características conductuales de los individuos o diferencias del ambiente en el que viven (Briffa, 2013).

La medida del efecto multiplicador no describe si el orden de los movimientos que tuvo el recurso vacante en turno entre los participantes de las cadenas de vacancia les implicó un incremento en su valor o si los movimientos del recurso están correlacionados con una estructura social, como las jerarquías de dominancia que pueden estar presentes en una agrupación de cangrejos ermitaños (Briffa, 2013). Por ejemplo, en las *cadenas sincrónicas* de este trabajo la concha vacante fue tomada siempre por el individuo más grande y así sucesivamente teniendo un comportamiento ideal. Este comportamiento “ideal” se debe a que la talla en los cangrejos ermitaños es un carácter importante en la capacidad de retener el recurso (Maynard-Smith, 1982). Sin embargo este sistema jerárquico no se observó en el desenvolvimiento de las *cadenas asincrónicas*, ya que existieron desajustes entre los estratos de los cangrejos y el recurso que les correspondía como consecuencia de la inactividad del cangrejo en el estrato 3, que ocupaba la concha rota. El valor del recurso (definido principalmente por la talla de la concha, tipo y estado de desgaste) entre los estratos de las cadenas de vacancia en conjunto con la habilidad competitiva de los cangrejos participantes, podría explicar de mejor manera la estructura de las mismas. El enfoque en el análisis de la estructura de la actividad en las cadenas de vacancia nos ayuda a resolver esta pregunta a continuación.

En términos de obtener un mejor índice de ajuste de concha con respecto a la talla del cangrejo (SAI) la mayoría de los individuos participantes de las *cadenas sincrónicas* obtuvieron reducciones significantes en el índice de ajuste promedio (de 0.50 a 0.69, siendo la concha de talla preferida la que se acerca al valor 1; Vance, 1972a). Los individuos participantes de las *cadenas asincrónicas* también obtuvieron reducciones significantes en el ajuste promedio de su concha respecto a su peso (de 0.50 a 0.74), con la diferencia que no todos los cangrejos participaron en el cambio de concha en este tipo de cadenas. Los beneficios agregados a través del incremento del valor de la concha fueron distribuidos entre los cangrejos participantes de las cadenas. Cuando las cadenas fueron *sincrónicas*, los beneficios fueron mayores para la posición 1 que para las posiciones 2, 3, 4 y 5, pero para estas posiciones los beneficios fueron distribuidos

uniformemente. Sin embargo, este patrón de distribución fue afectado por la presencia de un cangrejo ocupando una concha rota en la mitad del gradiente de talla (tercera posición) en las *cadena*s *asincrónicas*. El beneficio fue mayor para los cangrejos en la posición 1 que para aquellos de las posiciones 2, 4 y 5. Los cangrejos en la posición 3 no obtuvieron ningún beneficio al no participar de las cadenas. Así, los resultados en este estudio mostraron que la presencia de un individuo ocupando una concha rota en la posición media en las cadenas de vacancia tuvo un efecto sobre los cangrejos que ocupaban conchas intactas en las posiciones inferiores a ésta; este comportamiento no es concordante con las *cadena*s *sincrónicas* pero puede ser explicado si se consideran los beneficios obtenidos de la calidad de las conchas disponibles por estrato o posición. Las posiciones 4 y 5 obtuvieron mayores beneficios al participar en cadenas de vacancia *asincrónicas* que los participantes de las mismas posiciones que participaron en las cadenas de vacancia *sincrónicas*. Los cangrejos de las posiciones 4 y 5 en las cadenas *asincrónicas* se beneficiaron de las conchas disponibles que en *cadena*s *sincrónicas* serían ocupadas por los cangrejos de las posiciones 2, 3, e incluso del estrato 1. Esto quiere decir, que al incorporar en estos grupos donde se distribuyen los recursos a un individuo que es afectado por el propio (que es inadecuado y no preferido), la oportunidad de obtener un mejor recurso para aquellos individuos con un potencial de retener el recurso inferior (menor talla) se incrementa.

Este es un comportamiento que se ha registrado con anterioridad en cangrejos ermitaños. De acuerdo con Spight (1985) para los cangrejos de talla pequeña en una población, el adquirir conchas grandes favorece e incrementa su potencial en un intercambio de conchas a través de la negociación, debido a que ambos participantes pueden obtener beneficios. Así, los cangrejos de mayor talla frecuentemente pueden obtener conchas grandes de los cangrejos pequeños, y los pequeños obtienen una concha de talla más adecuada por parte de los cangrejos grandes. Esta conducta y sus resultados es benéfica para los dos, porque las conchas se encuentran disponibles sólo un breve tiempo después de la muerte de un gasterópodo antes de que lleguen a ser inaccesibles

por la ocupación de un cangrejo ermitaño, la oportunidad de encontrar una concha de talla adecuada decrece mientras el cangrejo aumenta de talla (Spight, 1985).

- **Conducta**

Nuestros experimentos de cadenas de vacancia mostraron que únicamente para *cadenas asincrónicas* existieron diferencias significativas entre la latencia (tiempo en el que algún miembro de la cadena interactuó con la concha vacante) y el tiempo en que algún miembro de la cadena ocupó la concha vacante. De manera similar, las cadenas de vacancia de este experimento muestran que el tiempo en que algún miembro interactuó con la concha vacante (en todos los casos se trató de una conducta de investigación de concha) y el tiempo de ocupación de la concha vacante no difirieron entre *cadenas sincrónicas* y *cadenas asincrónicas*. En la literatura (Rotjan et al., 2010; Edquist y Rotjan, 2012) se menciona que el tiempo de transición entre la conducta de investigación y la ocupación de concha es altamente variable. Rotjan y colaboradores (2010) mencionan en su trabajo con cadenas de vacancia en la especie *C. clypeatus*, que el tiempo de investigación varió de 1 a 859 segundos en un contexto grupal, casi el doble que en un contexto individual, lo cual se observó en las *cadenas sincrónicas* (un rango de 7 a 15 minutos) y en las *cadenas asincrónicas* (un rango de 18 a 30 minutos) del presente trabajo. Debido a la alta varianza en el tiempo de investigación, es lógico que la duración en la investigación y como consecuencia, el tiempo de ocupación de la concha no haya diferido en este contexto social que poseen las cadenas de vacancia.

Es posible que la estructura del desarrollo de las cadenas de vacancia sea altamente dependiente de características de los participantes adicionales a la talla, características que estén relacionadas con su conducta. Éstas, pueden estar relacionadas con la habilidad de los participantes de encontrar una concha vacía, de la evaluación del nuevo recurso encontrado, y de su habilidad por competir por éste (Briffa, 2013). Las

conductas de investigación y agonísticas fueron realizadas con mayor frecuencia que las conductas de defensa de concha por los participantes de las *cadena*s *sincrónicas*, mientras que en las *cadena*s *asincrónicas* los participantes realizaron con mayor frecuencia las conductas de investigación que las conductas agonísticas, y éstas últimas conductas fueron realizadas con mayor frecuencia que las conductas de defensa de concha. Es posible que en los dos tratamientos, la conducta de investigación haya sido la de mayor frecuencia, debido a que mediante este tipo de conductas en las que se manipula físicamente el recurso vacante, los cangrejos ermitaños obtienen información de la concha vacante (Tricarico y Gherardi, 2007). Después, la conducta realizada con menor o igual frecuencia que la conducta de investigación fue la de tipo agonístico: los cangrejos ermitaños pueden o no iniciar un combate después de realizar los despliegues de quelas, la iniciación de un combate que involucra contacto físico entre los individuos y golpes cortos en la concha del oponente, depende de la información obtenida mediante la conducta de investigación y de los costos energéticos que el atacante puede pagar por él (Parker, 1974; Arnott y Elwood, 2007). La última conducta realizada en relación a su frecuencia fue la de defensa de concha: después de la obtención de un nuevo recurso mediante conductas agonísticas o de negociación, el cangrejo procede a realizar conductas de resguardo de la concha (Edquist y Rotjan, 2012).

La frecuencia de las conductas de investigación y agonísticas fueron analizadas en función de la categoría de talla de los cangrejos participantes. Los cangrejos de las posiciones 1, 2 y 3 investigaron y realizaron conductas de agonísticas con mayor frecuencia que los cangrejos de las posiciones 4, y 5, siendo diferente para las *cadena*s *asincrónicas*, en las cuales las posiciones 3 y 5 investigaron con menor frecuencia que las posiciones 1, 2 y 4. Los cangrejos de la posición 4 de las *cadena*s *asincrónicas* investigaron más que esta misma posición en *cadena*s *sincrónicas*. Los cangrejos de la posición 3 de *cadena*s *asincrónicas* realizaron con menor frecuencia conductas agonísticas que la posición 3 en *cadena*s *sincrónicas*. Esto es posible porque la habilidad de los cangrejos ermitaños para llevar a cabo maniobras de investigación o de combates, está influenciada

por su estado fisiológico, y el hecho que estos individuos estén ocupando una concha inadecuada (rota) puede reducir la habilidad de combate, debido a que cargar un peso extra requiere un mayor gasto energético, elevando concentración de lactato en hemolinfa e induciendo fatiga en el animal (Briffa y Elwood, 2005; Jofre, 2012 y Cid, 2012).

De acuerdo al trabajo de Cid (2012), los individuos habitando conchas rotas exhibieron mayor habilidad y éxito en el combate que los individuos habitando conchas intactas de la especie *Cantharus sanguinolentus*, debido a la motivación de estos organismos por obtener un mejor recurso. Sin embargo, en el presente trabajo, los cangrejos que portaron una concha rota, tuvieron una menor frecuencia de conductas de investigación y agonísticas, es decir, mostraron una participación menor, casi nula, que los cangrejos en las demás posiciones, sin obtener ningún beneficio de las cadenas de vacancia. Lo anterior magnificó los beneficios obtenidos por los cangrejos de tallas menores. Cid (2012) también encontró en su trabajo de tesis que cuando los cangrejos están ocupando conchas rotas, estos no inician un combate debido a que la concha rota no favorece los encuentros agonísticos, entonces si estos organismos además tuvieran tasas reducidas de forrajeo y metabólica y fueran altamente vulnerables a la desecación y depredación, tendrían muy pocas probabilidades de sobrevivir y reproducirse. En las poblaciones en las que existe una fuerte presión por encontrar refugios que maximicen su adecuación, porque el acceso a un recurso de buena calidad está muy limitado, tener las características necesarias para no perder un recurso de buena calidad o ganarlo es de suma importancia. Para los cangrejos ermitaños de la especie *C. californiensis*, obtener un recurso altamente dañado puede significar un grave peligro.

En trabajos previos, Gherardi (1990) y Kuhlmann (1992), sugieren la hipótesis que predice que la ocupación de conchas rotas o incrustadas podría ser adaptativa para que los cangrejos que las ocupan no sean depredados, pagando altos costos fisiológicos por esta protección. ¿Será posible que esto esté ocurriendo con nuestra especie de estudio? Se requieren experimentos para investigar a mayor profundidad el proceso “cadenas de

vacancia”, a un nivel de dinámicas conductuales en condiciones naturales, para entender la dinámica de la entrada de un recurso nuevo en un contexto altamente social como lo son los cangrejos ermitaños. Aunque la competencia por la concha como recurso en cangrejos ermitaños ha sido bien estudiada (Hazlett, 1981; Elwood y Neil, 1992; Briffa et al., 1998, Elwood y Briffa, 2001; Briffa y Elwood, 2005; Gherardi, 2006; Arnott y Elwood, 2007), estas interacciones se han estudiado solamente en pares, poco se conoce sobre la valoración de este recurso y conductas que se generen en las cadenas de vacancia. La teoría de las cadenas de vacancia tiene el potencial de proveer nuevas ideas en las conductas de la adquisición de recursos y los patrones de la distribución del recurso en un amplio rango de organismos como la relación de territorios discretos reusables en peces góbidos y camarones “mantis” (Briffa, 2013), refugios, empleos y casas en humanos (Chase, 2012).

7. CONCLUSIONES

- *C. californiensis* prefiere conchas intactas sobre las conchas rotas.
- Los cangrejos ermitaños ocupando conchas rotas no participan y no obtienen beneficios a través de las cadenas de vacancia.
- En baja disponibilidad de conchas vacantes, la presencia de cangrejos ocupando conchas rotas puede incrementar la oportunidad para individuos ocupando conchas intactas de adquirir una mejor concha a través de las cadenas de vacancia.

8. REFERENCIAS

- 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. y Kruesi, K. (2009). Does shell occupancy in the field influence shell preference in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, (42), 55-62.
- Alcaraz, G. y Kruesi, K. (2011). Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (412), 20-26.
- Allee, W. y Douglass, M. (1945). A dominance order in the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Ecology*, (26), 411-412.
- Álvarez, F. y Villalobos, J. (2009). *Decapoda*. 433-438. En: González, S. y Vogt, R. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, 89 pp.
- Angel, J. (2000). Effects of Shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (243), 169-184.
- Arce, E. y Alcaraz, G. (2011). Shell use by hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, 75(1), 121-128.
- Arce, E. y Alcaraz, G. (2012). Shell preference in a hermit crab; comparison between a matrix of pairwise comparisons and a multiple-alternative experiment. *Marine Biology*, (159), 853-862.
- Argüelles, A., Álvarez, F. y Alcaraz, G. (2009). Shell architecture and its relation to shell occupancy by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina*, (73), 717-723.
- Argüelles, T., Álvarez, F. y Alcaraz, G. (2010). Shell utilization by the hermit crab *Clibanarius antillensis* (Crustacea, Anomura) in intertidal rocky pools at Montepío, Veracruz México. *Tropical Zoology*, 23(1), 63-73.
- Arnott, G. y Elwood, R. (2007). Fighting for shells: how private information about resource value changes hermit crab pre-fight displays and escalated fight behaviour. *Proceedings of the Royal Society*, (274), 3011-3017.
- Ayres, L. y Mantelatto, L. (2010). Epibiont occurrence on gastropod shells used by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura: Diogenidae) on the northern coast of São Paulo, Brazil. *Zoología*, 27 (2), 222-227.

- Bazzaz, F. (1996). *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, 320 pp.
- Begon, M., Townsend, C. y Harper, J. (2006). *Ecology. From individuals to ecosystems*. USA: Blackwell publishing, 737 pp.
- Bell, J. (2009). Hitching a ride on a hermit crabs home: Movement of gastropod shells inhabited by hermit crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, (85), 173-178.
- Bertness, M. (1980). Shell preference and utilization patterns in litoral hermit crabs of the bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (48), 1-16.
- Bertness, M. (1981a). The influence of shell type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, (40), 197-205.
- Bertness, M. (1981b). Predation physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology*, (62), 411-425.
- Biagi, R., Meireles, A., Scelzo, M. y Mantelatto, F. (2006). Comparative study of shell choice by the southern endemic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* from Brazil and Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, (79), 481-487.
- Borjesson, D. y Szelistowski, W. (1989). Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panawzensis* in a tropical mangrove estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (133), 213–228.
- Briffa, M. (2013). The influence of personality on a group-levels process: shy hermit crabs make longer vacancy chains. *Ethology*, 119 (11), 1014-1023.
- Briffa, M. y Austin, M. (2009). Effects of predation threat on the structure and benefits from vacancy chains in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ethology*, (115), 1029-1035.
- Briffa, M. y Dallaway, D. (2007). Inter-sexual in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: females fight harder but males win more encounters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (11), 1781-1782.
- Briffa, M., Elwood, R. y Dick, J. (1998). Analysis of repeated signals during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society*, (265), 1467-1474.
- Briffa, M. y Elwood, R., (2005). Metabolic consequences of shell choice in *Pagurus bernhardus*: do hermit crabs prefer cryptic or portable shells? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (59), 143–148.
- Briffa, M., y Mowles, L. (2008). Hermit crabs. *Current Biology*, 18(4), 144-146.
- Briggs, J. (1974). *Marine zoogeography*. New York: Mc Graw Hill, 475 pp.

- Brightwell, L. (1951). Some experiments with the common hermit crab (*Eupagurus bernhardus* Linn.), and transparent univalve shells. *Proceedings of the Zoological Society of London*, (121), 279-283.
- Caine, E. (1976). Relationship between diet and the gland filter of the gastric mil in hermit crabs (Decapoda. Paguroidea). *Crustaceana*, (31), 312-313.
- Carranza, A., Gutiérrez, M. y Rodríguez, R. (1975). Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología UNAM, México*, 2(1), 81-88.
- Chase, I. (1991). Vacancy chains. *Annual Review of Sociology*, (17), 133-154.
- Chase, I. (2012). Life is a shell game. *Sociobiology*, 76-79.
- Chase, I y DeWitt, T. (1988). Vacancy chains: a process of mobility to new resources in humans and other animals. *Social Science Information*, (27), 83-98.
- Chase, I., Weissburg, M. y DeWitt, T. (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. (1972). Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology*, (53), 960-964.
- Cid, L. (2012). *Habilidad de combate en cangrejos ermitaños y su relación con el uso de conchas rotas en el campo*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 2012. 40 pp.
- Conell, J. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of ecology and Systematics*, (3), 169-192.
- Conover, M. (1978). The importance of various shell characteristics to shell-selection behavior of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 32(13), 1-42.
- Curtis, H., Barnes, N. y Schnek, A. (2008). *Biología*. Editorial Médica Panamericana, 1160 pp.
- De la LLata, M. (2003). *Ecología y Medio Ambiente*. Editorial Progreso, 231 pp.
- Denny, M. y Gaines, S. (1990). On the prediction of maximum intertidal wave forces. *Limnology and Oceanography*, (35), 1-15.
- Dominciano, L. y Mantelatto, F. (2004). The influence of shell species and size on the shell selection pattern of *Pagurus tortugae* (Decapoda, Diogenidae) from Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Iheringia Série Zoologia*, 94(4), 1-4.
- Dominciano, L., Sant'Anna, B. y Turra, A. (2009). Are the preference and selection patterns of hermit crabs for gastropod shells species or site-specific? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (378), 15-21.

- Dzus, R. y Romsa, G. (1977). Housing construction, vacancy chains and residential mobility in Windsor. *Canadian Geographer*, (21), 223-236.
- Edquist, S. y Rotjan, R. (2012). Testing vacancy chain predictions in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: Does ecological gain behavioral motivation match environmental context? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (430-431), 78-86.
- Elwood, R. (1995). Motivational change during resource assessment by hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (193), 41–55.
- Elwood, R. y Briffa, M. (2001). Information gathering and communication during agonistic encounters: a case study of hermit crabs. *Advances in the Study of Behavior*, (30), 53-97.
- Elwood, R. y Glass, C. (1981) Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab, *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, (29), 1239–1244.
- Elwood, R. y Neil, S. (1992). *Assessments and decisions. A study of information gathering by hermit crabs*. Chapman and Hall, 650 pp.
- Elwood, R., Marks, N. y Dick, J. (1995). Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology*, (123), 431–434.
- Elwood, R., McClean, A. y Webb, L. (1979). Development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, (27), 940–946.
- Floeter, S., Nalesso, R., Rodríguez, M. y Turra, A. (2000). Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in South-eastern Brazil. *Journal of Marine Biology*, (80), 1053-1059.
- Flores, P., Flores, R., García, S. y Valdés, A. (2007). Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (78), 33-40.
- Fotheringham, N. (1976). Population consequences of Shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, (57), 570-578.
- Fotheringham, N. (1980). Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. *Marine Biology*, (55), 287-293.
- Friman, H. (2004). Forging the vacancy chain: law enforcement efforts and mobility in criminal economics crime. *Crime, Law and Social Change*, (41), 53-77.
- García, E. (1981). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM, México D.F. 246 pp.

- García, S., Flores, R., Flores, P. y Valdés, A. (2004). Densidad y tallas de *Plicopurpura patula pansa* relacionadas con el sustrato y el oleaje en la costa rocosa de Guerrero, México. *Hidrobiológica*, 14 (2), 127-136.
- Gherardi, F. (1990). Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (143), 221–238.
- Gherardi, F. (1996). Non-conventional hermit crabs: pros and cons of a sessile, tubedwelling life in *Discorsopagurus schmitti* (Stevens). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (202), 119-136.
- Gherardi, F. (2006). Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (59), 500-510.
- Gherardi, F. y Atema, J. (2005a). Effects of chemical context on shell investigation behavior in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (320), 1–7.
- Harper, J., Jones, M. y Hamilton, N. (1991). The evolution of roots and the problems of analyzing their behaviour. In: *Plant Root Growth: an ecological perspective* (D. Atkinson, ed.), pp. 3–22. Special Publication of the British Ecological Society, No. 10. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hazlett, B. (1966). The behavior of some deep-water hermit crabs (Decapoda: Paguridae) from the straits of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 16(1), 76-92.
- Hazlett, B. (1978). Shell exchanges in hermit crabs: aggression, negotiation or both? *Animal Behaviour*, (26), 1278-1279.
- Hazlett, B. (1980). Communication and mutual resource exchange in North Florida hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (6), 177-184.
- Hazlett, B. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, (12), 1-22.
- Hazlett, B. (1987). Hermit crab shell exchange as a model system. *Bulletin of Marine Science*, (41), 99-107.
- Hazlett, B. (1992). The effect of past experience on the size of shells selected by hermit crabs. *Animal Behavior*, (44), 203-205.
- Hazlett, B. (1996). Recent experience and the shell-size preference of hermit crabs. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, (28), 177-182.
- Hazlett, B. y Baron, L. (1989). Influence of shells on mating-behavior in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (24), 369-376.

- Hazlett, B. y Herrnkind, W. (1980). Orientation to shell events by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc)(Decapoda, Paguroidea). *Crustaceana*, (39), 311-314.
- Hazlett, B., Rittschof, D. y Bach, C. (2005). The effects of Shell size and coil orientation in female hermit crabs, *Clibanarius vittatus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 323(2), 93-99.
- Hendrickx, M. (1995). Anomuros. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-Oriental. (1), 539-564.
- Hernández-Aguilera, J., Toral-Almazán, E. y Ruíz-Nuño, J. (2005). *Camarones Langostas y Cangrejos de la costa Este de México*. México: CONABIO. 350 pp.
- Herreid, C. y Full, R. (1986). Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology*, (120), 297-308.
- Jofre, G. (2012). Fuerza y motivación al combate en cangrejos ermitaños, *Calcinus californiensis* utilizando diferentes tipos de conchas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 2012. 46 pp.
- Kellog, C. (1976). Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22(1), 101-111.
- Kuhlmann, M. (1992). Behavioral avoidance of predation in an intertidal hermit crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (157), 143-158.
- Laidre, M. (2007). Vulnerability and reliable signaling in conflicts between hermit crabs. *Behavioral Ecology*, (18), 736-741.
- Laidre, M. (2011). Ecological relations between hermit crabs and their shell-supplying gastropods: constrained consumers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (397), 65-70.
- Laidre, M. (2012). Niche construction drives social dependence in hermit crabs. *Current Biology*, 22(20), 861-863.
- Lalli, C. y Parsons, T. (1997). *Biological oceanography an introduction*. University of British, Columbia: The Open University, 314 pp.
- Lansing, J., Clifton, C. y Morgan, J. (1969). New homes and poor people. *Annual Arbor, Michigan: Michigan Institute for Social Research*, 136 pp.
- Leigh, E., Paine, R., Quinn, J. y Suchanek, T. (1987). Wave energy and intertidal productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, (84), 1314-1318.
- Lewis, S. y Rotjan, D. (2008). Vacancy chains provide aggregate benefits to *Coenobita clypeatus* hermit crabs. *Ethology*, (115), 356-365.

- Liszka, D. y Underwood, A. (1990). An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (137), 47–62.
- Makarov, V. (1938). Anomura. [Crustacea Decapodes anomures]. En: A.A. Shtakerberg (ed.), *Fauna SSSR* (n. ser. 16), 10 (3), i-x, 1-324.
- Mantelatto, F. y Dominciano, L. (2002). Pattern of Shell utilization by the hermit crab *Paguristes tortugae* (Diogenidae) from Anchieta Island, Southern Brazil. *Scientia Marina*, 66(3), 265-272.
- Mantelatto, F., Biagi, R., Meireles, A. y Scelzo, M. (2007). Shell preference of the hermit crab *Pagurus exilis* from Brazil and Argentina: a comparative study. *Revista de Biología Tropical*, (55), 153–161.
- Mantelatto F., Scelzo, M. y Tudge, C. (2009). Morphological and morphometric appraisal of the spermatophore of the southern hermit crab *Isocheles sawayai* (Anomura: Diogenidae) with comments on gonopores in both sexes. *Zoologischer Anzeiger*, (248), 1-8.
- Markham, J. (1968). Notes on growth-patterns and shell utilization of the hermit crabs *Pagurus bernhardus*. *Ophelia*, (5), 189-205.
- Martin, J. y Davis, G. (2001). An updated classification of the recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles Country. *Science*. Series 39.
- Mather, J. 1982. Choice and competition: their effects on occupancy of shell homes by *Octopus joubini*. *Marine Behaviour and Physiology*, (8), 285-293.
- Maynard-Smith, J. (1982). Evolution and the theory games. *Experientia*, (8), 805-813.
- Mc Lean, R. (1974). Direct Shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experientia*, (30), 206-208.
- Mc Lean, R. (1983). Gastropod shells: a dynamic resource that helps shape benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (69), 151-174.
- McClintock, T. (1985). Effects of shell condition and size upon the shell choice behavior of a hermit crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (88), 271-285.
- Meireles, A., Biagi, R. y Mantelatto, F. (2008). Influence of prior experience on shell selection by the white spot wrist hermit crab *Pagurus criniticortis* (Crustacea: Paguridae). *Hydrobiología*, (605), 259-263.

- Meireles, A. y Mantelatto, F. (2005). Shell use by the *Pagurus brevydactylus* (Anomura, Paguridae): a comparison between laboratory and field conditions. *Acta Zoologica Sinica*, 5(5), 813-820.
- Merchán, A., Campos, N., Franco, A. y Bermúdez, A. (2009). Distribución y datos biológicos de los cangrejos ermitaños (Decapoda: Anomura) del mar Caribe colombiano colectados por la expedición Macrofauna II. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, (28), 121-142.
- Mitchell, K. (1975). An analysis of Shell occupation by two sympatric species of hermit crabs. *Biology Bulletin*, (149), 205-213.
- Orians, G. y King, C. (1964). Shell selection and invasions rates of some Pacific hermit crabs. *Pacific Science*, (18), 297-306.
- Orton, J. (1927). On the mode of feeding of the hermit crab *Eupagurus bernhardus* and some other decapods. *Journal Marine Biology Association of the United Kingdom*, 14 (4), 909–921.
- Osorno, J., Fernández, L. y Rodríguez, C. (1998). Are hermit crabs looking for light and large shells? Evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (222), 163-173.
- Osorno, J., Contreras, J. y Marcias, C. (2005). Long-term costs of using heavy shells in a terrestrial hermit crabs and limits of Shell preference: an experimental study. *Journal of Zoology*, 266(4), 377-383.
- Parker, G. (1974). Assessment strategy and evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, (47), 223–243.
- Pechenik, J. y Lewis, S. (2000). Avoidance of drilled gastropod shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus* at Nahant, Massachusetts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (253): 17-32.
- Pechenik, J., Hsieh, J., Owara, S., Wong, P., Marshall, D., Untersee, S. y Li, W. 2001. Factors selecting for avoidance of drilled shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262 (1): 75-89.
- Poupin, J. y Bouchard, J. (2006). The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, (28), 465-486.
- Provenzano, A. (1962). The larval development of *Calcinus tibicen* (Herbst) (Crustacea, Anomura). En: The laboratory. *Biology Bulletin*, 123 (1), 179-210.
- Randall, J. E. (1964). Contribution to the biology of the queen conch, *Strombus gigas*. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, (14), 246-295.

- Reese, E. (1963). The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. *Behaviour*, 21 (1), 78-126.
- Reese, E. (1969). Behavioral adaptations of intertidal crabs. *American Zoologist*, 9(2), 343-355.
- Rittschof, D. (1980a). Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to gastropod predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, (6), 103–118.
- Rittschof, D. (1980b). Enzymatic production of small molecules attracting hermit crabs to simulated predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, (6), 665–676.
- Rittschof, D., Tsai, D., Massey, P., Blanco, L., Kueber, G. y Haas, R. (1992). Chemical mediation of behavior in hermit crabs: alarm and aggregation cues. *Journal of Chemical Ecology*, (18) 959–984.
- Roberts, M. (1968). Functional morphology of mouthparts of the hermit crabs *Pagurus longicarpus* and *Pagurus pollicaris*. *Chesapeake Science*, (9), 9-20.
- Rotjan, R., Blum, J. y Lewis, S. (2004). Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: does predation threat influence shell selection behavior? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (56), 171-176.
- Rotjan, R., Chabot, J. y Lewis, S. (2010). Social context of shell acquisition in *Coenobita clypeatus* hermit crabs. *Behavioral Ecology*, (21), 639-646.
- Rutherford, J. D. (1977). Removal of living snails from their shells by a hermit crab. *Veliger*, (19), 438-439.
- Sánchez, H. y Campos, N. (1978). Cangrejos ermitaños (Crustacea, Decapoda, Anomura, Paguridae) de la costa norte Colombiana. *Anual del Instituto de Investigaciones Marinas*, (10), 15-72.
- Sands, G. y Bower, L. (1976). *Housing turnover and housing policy: case studies of vacancy chains in New York State*. New York: Praeger, 169pp.
- Sato, M., y Jensen, G. (2005). Shell selection by the hermit crab *Pagurus hartae* (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, (78), 755–760.
- Schram, F. (1982). The fossil record and evolution of Crustacea. Pp. 94-149. En: *The Biology of Crustacea*. Vol.1. L. Abele (ed.). New York: Academic Press, 319 pp.
- Scully, E. (1979). The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (37), 139-152.
- Spight, T. (1985). Why small hermit crabs have large shells. *Researches on Population Ecology*, (27), 39-54.

- Stewman, S. (1975). An application of job vacancy chain model to a civil service internal labor market. *Journal of Mathematical Sociology*, (4), 37-59.
- Tilman, D. (1949). *Resource competition and community structure*. NJ: Princeton University Press Princeton, 296 pp.
- Tricarico, E. (2006). Shell acquisition by hermit crabs: which tactic is more efficient? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (60), 492-500.
- Tricarico, E. y Gherardi, F. (2007). Resource assessment in hermit crabs: the worth of their own shell. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (18), 615-620.
- Tsang, L., Ma, K., Ahyong, S., Chan, T. y Chu, K. (2011). Hermit to King or hermit to all: multiple transitions for crab-like forms from hermit crabs ancestors. *Systematic Biology*, 60(5), 616-629.
- Turra, A. y Leite, FPP. (2003). The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Marine Ecology Progress Series*, (265), 155-163.
- Vance, R. (1972a). Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology*, (53), 1062-1074.
- Vance, R. (1972b). The role of Shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology*, (53), 1075-1083.
- Veiga, J., Wamiti, W., Polo, V., y Muchai, M. (2013). Interphyletic relationships in the use of nesting cavities: mutualism, competition and commensalism among hymenopterans and vertebrates. *Naturwissenschaften*, 100(9), 827-834.
- Watson, C. (1974). Vacancy chains, filtering, and the public sector. *Journal of the American Institute of Planners*, (40), 346-352.
- Weissburg, M., Roseman, L. y Chase, I. (1991). Chains of opportunity: a Markov model for acquisition of reusable resources. *Evolutionary Ecology*, (5), 105-117.
- White, H. (1970). *Chains of opportunity: System Models of Mobility in Organizations*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 418 pp.
- White, H. (1971). Multipliers, vacancy chains and filtering in housing. *Journal of the American Institute of Planners*, (37), 88-94.
- Wilber, T. y Herrnkind, W. (1984). Predaceous gastropods regulate new-shell supply to salt marsh hermit crabs. *Marine Biology*, (79), 145-150.
- Williams, J. y McDermott, 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), 1-128.

- Yoshino, K., Goshima, K. y Nakao, S. (1999). The interaction between shell size and shell species preferences of the hermit crab *Pagurus filholi*. *Benthos Research*, 54(1), 37-44.
- Zuschin, M., Stachowitsch, M. y Stanton, R. (2003). Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. *Earth Science Reviews*, (63), 33-82.