



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Evaluación del desempeño locomotor del cangrejo
ermitaño terrestre *Coenobita compressus* (Decapoda:
Coenobitidae) en conchas nuevas y remodeladas**

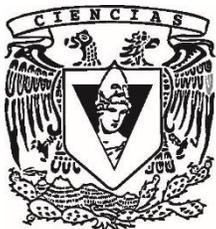
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

P R E S E N T A:

Oscar Alberto Larrañaga Sosa



**DIRECTOR DE TESIS:
Dra. Karla Kruesi Cortés**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2017.



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.

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción	2
3. Objetivos	6
3.1 Objetivo General.....	6
3.2 Objetivos Particulares.....	6
4. Material y Método	7
4.1 Área de Estudio.....	7
4.2 Recolecta y registro morfométrico.....	8
4.3 Diseño Experimental.....	10
4.3.1 Sistema experimental	10
4.3.2 Experimentos previos	11
4.3.3 Experimento de selección de concha	11
4.3.4 Experimento de locomoción	13
4.3.5 Profundidad de las huellas.....	15
4.3.6 Tipo de rastros	17
4.3.7 Velocidad de desplazamiento de los cangrejos ermitaño	17
4.4 Análisis de datos	20
5. Resultados	21
5.1 Descripción de la población experimental	21
5.2 Selección de concha.....	23
5.3 Profundidad de las huellas	24
5.4 Descripción y análisis de la continuidad de los rastros de los cangrejos ermitaño.....	26
5.5 Velocidad de desplazamiento de los cangrejos ermitaño	28

6. Discusión	29
6.1 Experimento de selección de concha	29
6.2 Profundidad y tipo de rastros	31
6.3 Velocidad de caminata	33
7. Conclusiones.....	35
8. Literatura citada	36

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Larrañaga
Sosa
Oscar Alberto
0445533535562
Universidad Nacional Autónoma de México, CD. MX.
Facultad de Ciencias
Biología
307232588

2. Datos del tutor

Dra.
Kruesi
Cortés
Karla

3. Datos sinodal 1

Dra.
Quiroz
Barroso
Sara Alicia

4. Datos sinodal 2

Dr.
Villalobos
Hiriart
José Luis

5. Datos sinodal 3

M. en C.
Armendáriz
Ortega
Gema Yolanda

6. Datos sinodal 4

Dra.
Alcaraz
Zubeldia
Guillermina

7. Datos del trabajo escrito

Evaluación del desempeño locomotor del cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus* (Decapoda: Coenobitidae) en conchas nuevas y remodeladas

41 pp.

2017.



1. Resumen

La locomoción animal se define como la interacción adecuada del cuerpo de los organismos o de sus apéndices con el medio, con el fin de desplazarse. La locomoción de un individuo puede ser afectada por diferentes factores, entre ellos el peso que cargan y el medio en el que el individuo se desplaza. Los cangrejos ermitaños, pertenecientes a la superfamilia Paguroidea. Se caracterizan por cargar una concha de gasterópodo a lo largo de su vida, la cual les proporciona protección y aumenta su aptitud. Dentro de esta superfamilia, se encuentran los cangrejos ermitaño semi-terrestres de la familia Coenobitidae. Algunas especies representantes de esta familia de cangrejos ermitaño presentan una conducta en la cual remodelan la concha que portan desde su interior, aumentando su volumen interno mientras reducen el peso de la misma. En este estudio se realizaron una serie de experimentos en los cuales se evaluó el desempeño locomotor del cangrejo ermitaño semi-terrestre *Coenobita compressus* H. Milne-Edwards, 1836, utilizando conchas remodeladas y sin remodelar. Se realizaron experimentos de elección de concha, profundidad y tipo de rastros, así como de velocidad. Cada uno de estos experimentos fue realizado con cangrejos ermitaños utilizando ambos tipos de concha. Al concluir esta serie de experimentos se logró identificar que los cangrejos presentaron huellas más profundas al utilizar conchas sin remodelar. En cuanto a la velocidad de desplazamiento, se vio reducida cuando los cangrejos ermitaño realizaron su caminata utilizando conchas sin ser previamente remodeladas.



2. Introducción

La locomoción en los animales se define como la interacción efectiva de los cuerpos o de los apéndices de los individuos con el ambiente, teniendo como finalidad el desplazamiento. La locomoción se puede caracterizar dependiendo del medio en el que se desplacen los individuos; es decir, en función de la interacción de su cuerpo con el aire, en un medio acuoso o sobre el suelo al reptar (Li *et al.*, 2013). Adicionalmente, la locomoción depende del mecanismo que cada individuo utilice para desplazarse a través del medio, y de su morfología (McNeill, 1982).

Para lograr una locomoción efectiva, los organismos deben vencer dos fuerzas perpendiculares entre sí, la fuerza gravitacional y la resistencia que ofrece el medio para lograr desplazarse. Sin embargo, vencer estas fuerzas resulta desafiante, donde el reto depende de las características del medio en el que se desplazan los organismos. En el medio terrestre, el principal reto a vencer es desplazarse contrarrestando la fuerza gravitacional, ya que la densidad del medio (aire) es mucho menor que la del agua, por lo cual resulta costoso en términos energéticos alcanzar grandes tallas debido a que se necesitan músculos y esqueleto más fuertes para soportar el aumento de peso (Jamil, 2016).

La mayor parte de estudios relacionados a la locomoción de animales terrestres se han centrado en modelos que utilizan como sustrato un piso firme o duro, excluyendo la gran variedad de organismos que tienen el reto de desplazarse en sustratos granulares. En los sustratos granulares, cuando las extremidades de los organismos interactúan con el medio, el apoyo de los apéndices ocasiona una compresión en el sustrato, por lo cual toma momentáneamente un estado más compacto o sólido, permitiendo el desplazamiento. Además, las superficies granulares pueden variar durante la interacción con los apéndices, causando inestabilidad y un decremento en el desempeño locomotor. Este comportamiento del sustrato varía dependiendo del peso del organismo, de la forma de sus apéndices y de la forma de desplazarse (Biewener, 2007; Mazouchova *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2013).



Existen diversos animales de distintos grupos que enfrentan el reto de desplazarse sobre sustratos granulares la mayor parte de sus vidas, por lo cual se han realizado estudios con algunos representantes como tortuga laúd (Mazouchova *et al.*, 2010), algunos artrópodos como el ciempiés (Aoi *et al.*, 2013), arañas (Ruhland *et al.*, 2016), hormigas (Torres-Contreras y Vásquez, 2004; Bernadou y Fourcassié, 2008) y otros insectos (Theunissen *et al.*, 2015). En el caso específico de los estudios enfocados a artrópodos se han logrado demostrar las diferentes implicaciones del grosor y tipo de sustrato, así como del peso que cargan los animales al desplazarse.

Los cangrejos ermitaño semi-terrestres, pertenecientes a la superfamilia Paguroidea, son otro ejemplo de artrópodos que se enfrentan al reto de desplazarse en medios granulares. Esta superfamilia cuenta con poco más de mil especies (McLaughlin *et al.*, 2017). Los cangrejos ermitaño presentan un abdomen no reducido en tamaño, membranoso o poco calcificado. Al igual que otros anomuros, presentan una alta tendencia a la asimetría, donde uno de los quelípedos ya sea el izquierdo o derecho (dependiendo de la especie) es notablemente más grande (McLaughlin, 1989).

Uno de los recursos más importantes para los cangrejos ermitaño es la concha de gasterópodo que utilizan a lo largo de su vida, ya que les provee protección contra depredadores, previene la desecación, reduce el estrés causado por el ambiente, los protege contra parásitos y es parte importante de la reproducción. Las conchas son reutilizadas por otros cangrejos ermitaño dentro de las poblaciones ya que los cangrejos cambian sus conchas por otras más grandes con la finalidad de seguir creciendo, donde los individuos compiten por estas mismas ya sea por explotación o interferencia, siendo las conchas un factor limitante para su desarrollo (Reese, 1969; Hazlett, 1981; Bertness, 1982; Lancaster, 1988). Debido a que los cangrejos ermitaño cargan una concha de gasterópodo en todo momento, han sufrido modificaciones en sus apéndices torácicos para lograr manipular y cargar las conchas. Durante la locomoción los cangrejos ermitaño se desplazan hacia el frente utilizando el segundo y tercer pares de apéndices para caminar, el primer par de apéndices (los quelípedos) principalmente como apoyo recargando en el sustrato el dácilo, mientras que el



cuarto y quinto pares de apéndices son ocupados para cargar la concha (Chapple, 1973; 2012; Herreid y Full, 1986a; Herreid y Full, 1986b).

En la clasificación del infraorden Anomura, los cangrejos ermitaño semi-terrestres se encuentran en la familia Coenobitidae, compuesta por 15 especies del género *Coenobita*, y el género monotípico donde se encuentra el cangrejo de los cocoteros *Birgus latro* (Linnaeus, 1767), el único representante de la superfamilia Paguroidea que no porta una concha de gasterópodo. A diferencia del resto de los cangrejos ermitaño que son exclusivamente de hábitos marinos, los pertenecientes a la familia Coenobitidae son capaces de vivir a una distancia considerablemente lejana de la línea de costa en su etapa adulta, utilizando la concha de gasterópodo a modo de reserva de agua y sal, lo que les permite forrajear a largas distancias, lejos de una fuente de agua, e incluso desplazarse varios kilómetros para liberar a sus larvas en el océano. Los cangrejos semi-terrestres han tenido diferentes modificaciones a lo largo del tiempo, lo cual les permite vivir fuera del agua. El número de branquias que se encuentran en estos organismos se reduce conforme incrementa la capacidad de vivir en tierra. Por ejemplo, el cangrejo de los cocoteros *B. latro*, presenta el menor número de branquias, al ser el que presenta mayor capacidad de vivir en el medio terrestre (Greenaway, 2003). Los cangrejos del género *Coenobita* se caracterizan por realizar migraciones verticales, donde dependiendo de la especie, habitan la mayor parte del tiempo en árboles, o bien los utilizan a modo de refugio (Barnes, 1997).

La especie *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards, 1836) se distribuye únicamente en el Este de África y las costas del Pacífico de América, habitando las playas en el límite entre el mar y la tierra. Ésta especie presenta abdomen blando, anulado y terminado por apéndices asimétricos; antenas internas muy largas, su segundo artejo muy alejado de la base de las mismas. Las antenas se insertan en la misma línea que los pedúnculos oculares; la espina móvil que representa el palpo es muy grande y, a menudo, muy larga (Edwards, 1836; Glassel, 1937). Cuando esta especie utiliza conchas del género *Nerita* Linnaeus, 1758, se desplaza cargando o sujetando su concha de gasterópodo con



la parte media del abdomen (Rendon-Salinas, 2000). Su caminata es similar a la de muchos hexápodos, alternando los apéndices en forma de triángulo, es decir, utilizando un apéndice de un lado y dos del otro en cada paso (Herreid y Full, 1986a). Los cangrejos ermitaño semi-terrestres son capaces de mantener una caminata a paso lento, recorriendo hasta 500 m durante la noche en épocas de reproducción (de Wilde, 1973).

Los cangrejos ermitaño del género *Coenobita* presentan una dieta muy amplia, la cual consta principalmente de restos de frutas, semillas y demás materia orgánica proveniente de plantas. Sin embargo, son considerados principalmente como organismos carroñeros, alimentándose de restos de otros animales muertos incluyendo peces arrastrados por la corriente, tortugas y aves entre otros, además de sus heces fecales. Por esto, son considerados de gran importancia en los ecosistemas que se encuentran, manteniendo limpias las playas en las que habitan (Grubb, 1971; de Wilde, 1973). Además, presentan una conducta en la cual modifican o “remodelan” las conchas de gasterópodo desde el interior. La remodelación o modificación de la concha es un proceso tanto mecánico como químico. Sin embargo, aún se desconoce exactamente el mecanismo para lograr esta tarea. Una concha remodelada en comparación a una sin remodelar, presenta un menor peso, mientras aumenta el volumen interno y la apertura de la misma. El proceso de remodelación está tan presente en las poblaciones de cangrejos del género *Coenobita* que casi todas las conchas observadas en campo presentaban algún grado de remodelación (Vermeij, 2012; Laidre, 2012; Laidre, 2014). A pesar de que se han sugerido diferentes ventajas y desventajas de la utilización de conchas remodeladas, poco se ha estudiado acerca de este tema. En este trabajo se realizaron diferentes experimentos, con el fin de conocer a mayor detalle las implicaciones de la utilización de conchas remodeladas, desde un punto de vista locomotor y su relación con la ecología de estos animales.



3. Objetivos

3.1 Objetivo General

Estimar y comparar a través de experimentos en condiciones controladas, del análisis de rastros y de la caminata sobre la arena, el desempeño locomotor en el cangrejo ermitaño *Coenobita compressus* H. Milne-Edwards, 1836, ocupando conchas nuevas (sin remodelar), en comparación de las conchas que son más ligeras debido a la remodelación interna.

3.2 Objetivos Particulares

- Estimar la profundidad de las huellas del quelípedo izquierdo y de la concha, en los rastros resultantes de la caminata de los cangrejos sobre arena, para evaluar si existen diferencias en el apoyo y el arrastre de los individuos y sus conchas, sobre el sustrato al caminar utilizando ambos tipos de concha (remodeladas y sin remodelar).
- Caracterizar la continuidad del rastro de la concha en la arena y comparar la proporción de huellas continuas y discontinuas en la caminata de los cangrejos ermitaño.
- Estimar y comparar la velocidad de desplazamiento de los cangrejos al utilizar ambos tipos de concha (remodeladas y sin remodelar).



4. Material y Método

4.1 Área de Estudio

La recolecta de los organismos y los experimentos se realizaron en Playa Troncones, ($17^{\circ}46'48.68''$ N, $101^{\circ}43'23.20''$ W), localizada en la zona norte del estado de Guerrero, en el municipio de La Unión (Fig. 1). Playa Troncones es un litoral rocoso que presenta un oleaje suave, está compuesta por rocas sedimentarias o vulcano-sedimentarias del periodo cuaternario (Flores-Rodríguez *et al.*, 2007).

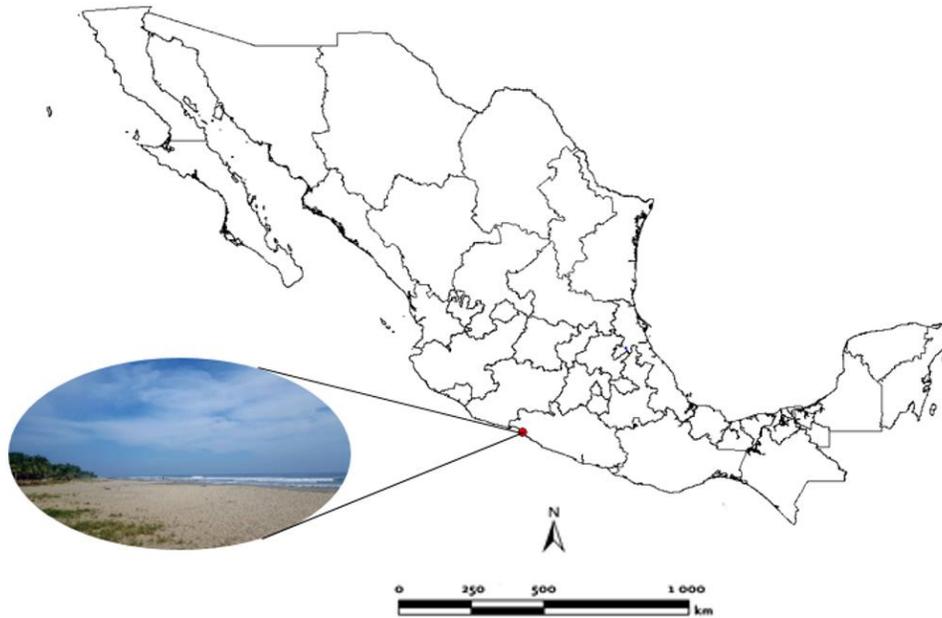


Figura 1. Localización y vista de Playa Troncones, Guerrero, México.



4.2 Recolecta y registro morfométrico

La recolecta se realizó durante la noche (12:00 am), caminando sobre la playa en una línea paralela al mar, a través del método de esfuerzo por un periodo de tiempo de 30 minutos o hasta reunir 20 ejemplares. Se recolectaron sólo cangrejos ermitaño semi-terrestres (*Coenobita compressus*) que habitaban conchas de gasterópodo de la especie *Nerita scabricosta* Lamarck 1822, ya que se ha registrado que éstas son más utilizadas por *C. compressus* (Abrams, 1978; Guillen y Osorno, 1992). Los 15 organismos más grandes se seleccionaron para las pruebas de locomoción. Tras culminar los experimentos de locomoción, se realizó otra recolecta de la misma manera y en el mismo horario, donde se obtuvieron 20 cangrejos más, seleccionando nuevamente a los 15 individuos más grandes para reunir un total de 30 ejemplares para las pruebas de desempeño de locomoción.

Todos los ejemplares recolectados se mantuvieron separados individualmente en cilindros de PVC (diámetro= 5.08 centímetros; altura= 6 centímetros) con tela de malla sujeta a los extremos, a modo de tapas. Los cangrejos se marcaron con un plumón en la parte superior de la concha (con un número asignado aleatoriamente del 1 al 30) y se marcó también cada cilindro con el número correspondiente para facilitar el registro de datos. Los cangrejos ermitaño se alimentaron con fruta *ad libitum*, el alimento se cambió cada 12 horas. A cada organismo se le proveyó tanto agua dulce como agua marina manteniendo en todo momento a los organismos hidratados y alimentados.

Se recolectaron manualmente 100 ejemplares de *Nerita scabricosta*, en la zona rocosa del litoral con el fin de obtener una gran variedad de tallas de conchas nuevas de este gasterópodo, es decir, sin haber sido remodeladas por los ermitaños (SR). Los 100 ejemplares de *N. scabricosta* se congelaron durante 12 horas y posteriormente se colocaron en agua hirviendo dentro de un recipiente de metal con durante 10 minutos. Esto se realizó para permitir la extracción del gasterópodo completo con ayuda de pinzas y agujas de disección (Laidre, 2012b). Las conchas previamente remodeladas (R) de gran variedad de tallas, se obtuvieron de la colección de conchas



del laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México), para su posterior asignación de acuerdo con los métodos de este experimento.

Tras finalizar en su totalidad los experimentos de locomoción en todos los ejemplares, los cangrejos fueron sexados extrayéndolos de las conchas manualmente y reconociendo el par de gonoporos presente en la parte ventral del abdomen de las hembras (Briffa y Dallaway, 2007). Además, se registraron el peso, longitud de cefalotórax y longitud de quela izquierda como medidas de la talla de los organismos (Fig. 2). Con los datos obtenidos se realizó una descripción de la población experimental. Tras culminar los experimentos, los organismos se liberaron en la misma zona donde se recolectaron.

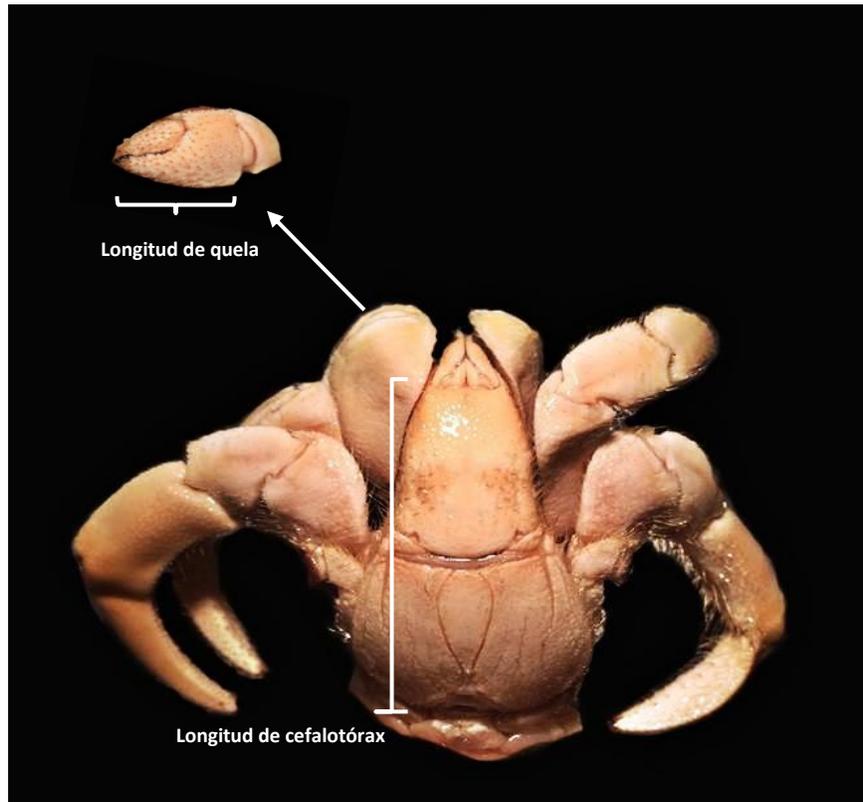


Figura 2. Medidas morfométricas tomadas del cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus*.



4.3 Diseño Experimental

4.3.1 Sistema experimental

Para el experimento de locomoción se diseñó un terrario de acrílico de 30x30 cm y 8 cm de alto para contener arena como sustrato; además de un dispositivo para la medición de la profundidad de las huellas, el cual constaba de una pieza larga de acrílico con la capacidad de recorrer el tanque vertical y horizontalmente (vista superior), donde se colocó un calibrador tipo Vernier digital (precisión 0.001 mm) con una aguja como punta dirigida hacia la arena. Adicionalmente se utilizó una lupa 10x para una mayor precisión al analizar los rastros (Fig. 3).

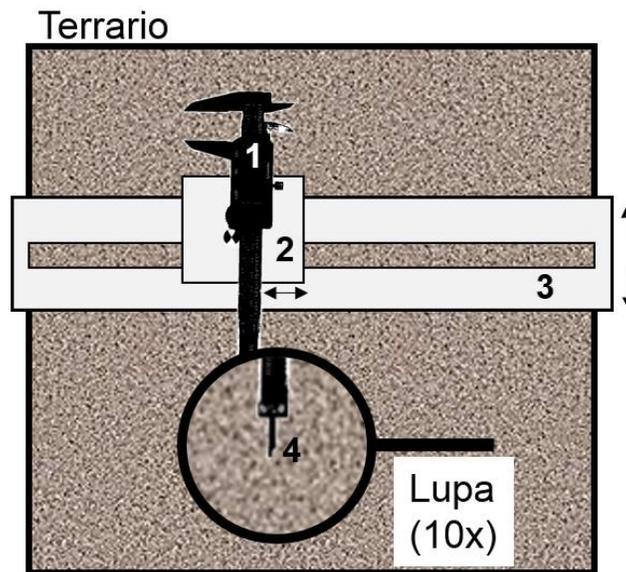


Figura 3. Esquema del terrario (vista superior) construido para el experimento de locomoción. 1. Calibrador Vernier digital sobre guía de acrílico. 2. Guía de acrílico de movimiento horizontal. 3. Guía de acrílico de movimiento vertical. 4. Aguja en la punta del calibrador visible con una lupa de magnificación 10x.



4.3.2 Experimentos previos

Se realizaron pruebas para obtener las condiciones adecuadas en el sustrato para el terrario, con el fin de obtener los rastros y huellas de mayor calidad. La elección de la cantidad de sustrato en el terrario y la humedad adecuados para los experimentos en este estudio, se determinaron tras la realización de pruebas previas en laboratorio. En estas pruebas, se variaron las condiciones de humedad, el grosor y tipo de sustrato, la cantidad de sustrato y el color similar a lo realizado por Davis *et al.* (2007). Las pruebas se realizaron con un ejemplar de *Coenobita compressus* obtenido de una fuente comercial. Tras culminar el experimento y sus distintas pruebas se determinó utilizar 4 cm de arena clara de grano fino, con una película de 1 mm de agua cubriéndola para así obtener rastros de alta calidad en cada caminata para su posterior análisis y medición. Dado que la arena obtenida en Playa Troncones cumplía con las características mencionadas, se determinó su utilización como sustrato natural de los cangrejos ermitaño.

4.3.3 Experimento de selección de concha

Con el fin de que cada cangrejo utilizara la talla de concha preferida durante los experimentos de locomoción, se realizó un experimento de selección de concha. Tras la primera recolecta, los 15 cangrejos seleccionados se pusieron en aclimatación durante 24 horas, a las condiciones del contenedor donde se realizaría el experimento de selección. Posteriormente, los cangrejos se colocaron en el recipiente con las 100 conchas vacías sin remodelar de *N. scabricosta* de un amplio rango de tallas, tanto más grandes, como más pequeñas que las que ocupaban originalmente. De acuerdo con lo realizado por Borjesson y Szelistowski (1989) se permitió a los cangrejos elegir su concha durante 24 horas, tiempo en el que inspeccionan y eligen una concha sin cambiarse más. El contenedor se abasteció con agua, alimento y diferentes tipos de refugio para los cangrejos (Fig. 4).



Figura 4. Experimento de selección de concha, con diferentes tipos de refugio tanto a nivel del piso como elevados.

Al finalizar el experimento de selección, los cangrejos se separaron individualmente en tubos de PVC, abastecidos con alimento y agua dulce y marina para después llevar a cabo las pruebas del desempeño locomotor ocupando estas conchas.

Posteriormente, los cangrejos se sacaron de sus conchas (SR) para registrar el peso (P ; g), la apertura de la concha (A_p ; mm) que corresponde al orificio situado al final de la vuelta corporal, por donde el cangrejo ermitaño se introduce a esta; y el diámetro, el cual representa el ancho de una concha (D_i ; mm; García-Cubas y Reguero, 2004; Fig. 5). Se realizó una ecuación logarítmica para estimar el tamaño preferido de concha para cada cangrejo a través de un modelo de la talla de concha seleccionada en función de la talla en *C. compressus*. A partir de este modelo se asignaron las conchas del tamaño preferido para el segundo grupo utilizando el peso de cada cangrejo.

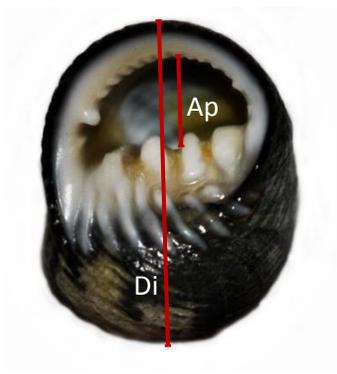


Figura 5. Medidas estimadas de cada una de las conchas. Di. Diámetro, Ap. Apertura.

4.3.4 Experimento de locomoción

Una vez que los cangrejos ermitaño ocupaban las conchas que utilizarían en los experimentos (R o SR), se realizó para cada uno una prueba de desempeño locomotor sobre un sustrato de arena. Se agregó en el terrario arena obtenida del área de estudio, previamente lavada con agua dulce (con el fin de retirar todo tipo de desechos o basura), hasta llenar una profundidad de 4 cm. Posteriormente se agregó agua hasta cubrir la arena y se retiró el exceso con ayuda de un sifón (diámetro=1cm) hasta dejar 1 mm de agua sobre la arena (de acuerdo con los experimentos previos). Por último, se aplanó la arena utilizando una barra de madera de dimensiones similares a las del terrario con el fin de que los rastros fueran uniformes para su medición.

Sobre la superficie aplanada se colocó a cada cangrejo en el centro, encerrándolo con un frasco de plástico, donde permaneció durante 5 minutos como periodo de aclimatación. El desempeño de cada uno de los cangrejos se probó en un ensayo diferente para cada tipo de concha (remodelada y sin remodelar). Las pruebas comenzaron después del periodo de aclimatación, al levantar el cilindro y concluyeron cuando el cangrejo alcanzaba alguna de las paredes del terrario, dejando un rastro de su desplazamiento marcado sobre la arena. Posteriormente se colocó el cangrejo nuevamente en su cilindro de mantenimiento. El agua excedente fue extraída del sedimento arenoso, con ayuda



de un sifón en una esquina del terrario y finalmente con papel secante, con el fin de no dañar los rastros.

Tras finalizar las pruebas, los cangrejos se extrajeron de su concha y se les asignó la experimental alternativa (R->SR; SR->R) con el diámetro de la concha correspondiente a la talla del cangrejo en el modelo de selección. Así, cada individuo realizó nuevamente su caminata tras 24 horas de aclimatación a la nueva concha. Cada una de las pruebas se grabó con una cámara de video (Nikon COOLPIX AW120), ajustada para filmar a una velocidad de 30 fps (por sus siglas en inglés, cuadros por segundo).

Debido a que en este estudio se utilizó a cada individuo dos veces, es decir una vez en cada tipo de concha (R y SR), se controló experimentalmente cualquier sesgo en el desempeño de desplazamiento de los cangrejos con respecto al orden en que las conchas se utilizaron. Los primeros 15 cangrejos realizaron su primera caminata en la concha sin remodelar (SR) elegida tras el experimento de selección; posteriormente les fue asignada una concha remodelada (R) de proporciones similares (± 0.02 de diferencia en el DI) para la realización de su segunda caminata. El segundo grupo de 15 cangrejos realizó su primera caminata en conchas (R) asignadas de acuerdo con la ecuación obtenida en el experimento de selección, a su vez les fue asignada una concha (SR) de las mismas dimensiones para su segunda prueba.

Todas las pruebas de locomoción se realizaron a la misma hora con cada uno de los grupos y tipos de concha debido a que se observó una alta actividad en ese horario (04:00 - 07:00 PM). Tras finalizar las pruebas, se asignó una concha no utilizada en el experimento a cada uno de los cangrejos para su liberación. Todas las conchas utilizadas para los experimentos fueron rotuladas y almacenadas.



4.3.5 Profundidad de las huellas

Tras cada una de las pruebas de locomoción, el rastro obtenido sobre la arena fue analizado. Para esto se registró la profundidad de las huellas dejadas tanto por el quelípedo izquierdo como las huellas dejadas por el arrastre de la concha sobre el sustrato. Para estandarizar las mediciones se estimó la profundidad de tres huellas consecutivas del quelípedo izquierdo desde su centro. A su vez se registraron tres medidas de profundidad de la huella de la concha paralelas horizontalmente a cada una de las huellas del quelípedo. El registro de las huellas se midió iniciando a la distancia de aproximadamente un cuerpo y medio a partir del punto de partida de cada individuo en cada uno de los ensayos. El calibrador era colocado en un valor de cero (mm) cuando la aguja tocaba la arena junto a la huella a medir y se trasladó de manera horizontal sobre la guía de acrílico para medir la profundidad del par correspondiente de huellas (quelípedo y concha; Fig. 6). Posteriormente se utilizó el valor de la mediana de la profundidad de ambas huellas (quelípedo y concha) utilizando ambos tipos de concha para la realización de un análisis estadístico.

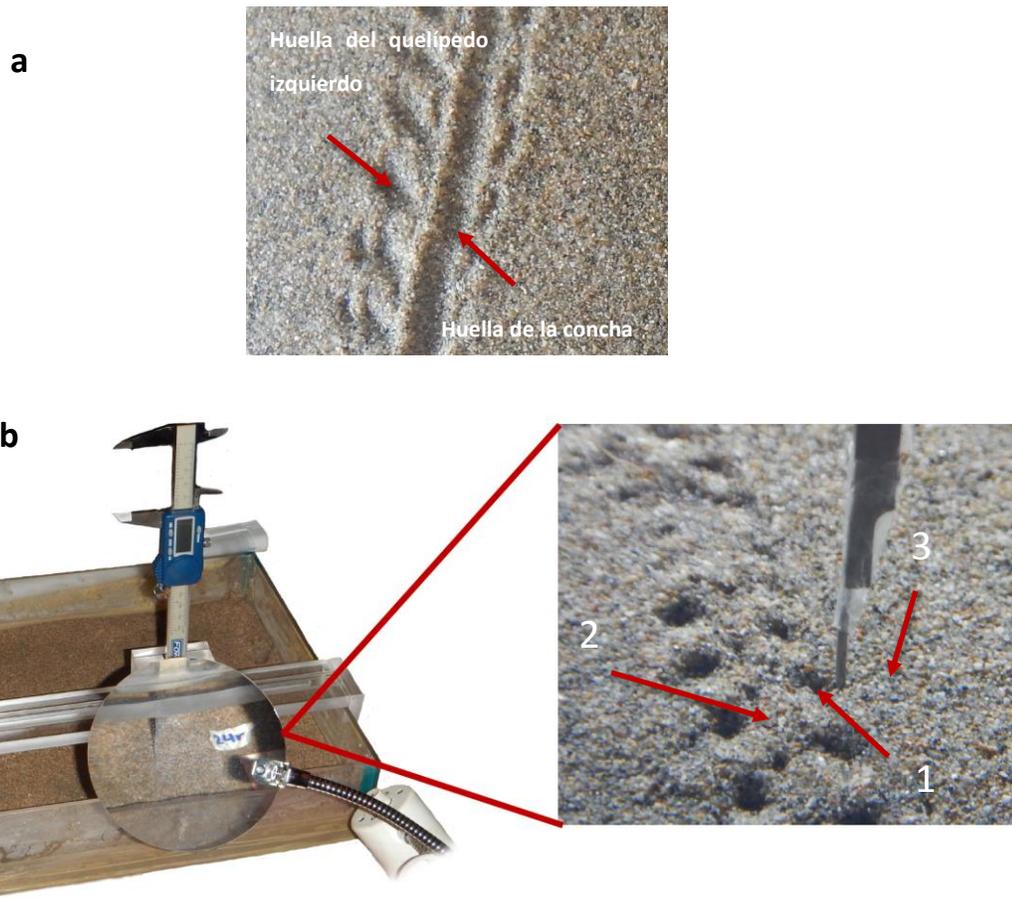


Figura 6. a. Huellas obtenidas en un rastro. b. Esquema donde se muestra el modo de medición de la profundidad de las huellas con una punta fina en la punta del calibrador Vernier digital. 1. Huella de quelípedo izquierdo a medir. 2. Huella dejada por la concha a medir. 3. Calibrador Vernier colocado a cero mm.

Adicionalmente, los rastros se fotografiaron desde la misma altura con la cámara instalada dentro de una caja en condiciones uniformes de iluminación (2 lámparas largas MEGAMEX de luz fluorescente 13W). Sobre la arena se colocó en todos los ensayos una escala como referencia para el registro de datos.



4.3.6 Tipo de rastros

Utilizando las fotografías obtenidas a lo largo del experimento de locomoción, se realizó un análisis cuantitativo de los rastros. Cada uno de los rastros dejados por los cangrejos ermitaño al caminar en conchas R y SR, fue caracterizado como *continuo* (donde se observaba surco continuo, causado por el arrastre de la concha a lo largo de todo el rastro, entre las huellas de los apéndices) o *discontinuo* (donde se observaba un surco intermitente; Fig. 7) registrándolo para su posterior análisis comparativo, entre los rastros que dejaron los cangrejos usando conchas remodeladas *versus* las no remodeladas.



Figura 7. Fotografías ejemplificando rastros continuos (donde se observa una línea a lo largo del rastro entre las huellas de los apéndices) y discontinuos (se observa una línea poco marcada e intermitente entre las huellas de los apéndices) de los cangrejos ermitaños sobre la arena.

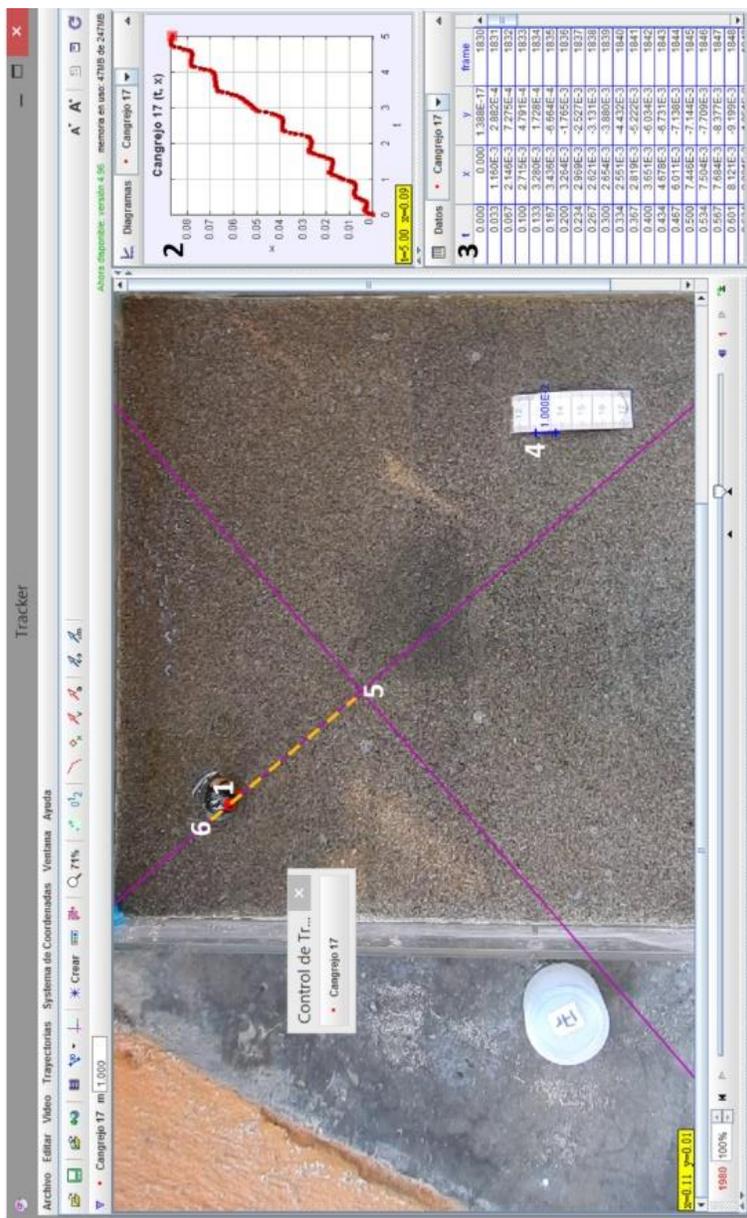
4.3.7 Velocidad de desplazamiento de los cangrejos ermitaño

Utilizando los videos obtenidos durante las pruebas de locomoción, se calcularon las velocidades de cada uno de los cangrejos portando conchas R y SR, con el programa de análisis de video y construcción de modelos TRACKER (Java, Open Source Physics). Los videos se importaron al



software uno por uno para su análisis. En este programa se elige el objeto a seguir (en este caso un punto de contraste en la concha del cangrejo) y se calibra el tamaño de la imagen con la escala usada al grabar el video; el software sigue la imagen arrojando los datos de su posición en el plano para así estimar la distancia total de desplazamiento del cangrejo en el tiempo dado (Fig. 8). Por último, se calculó la velocidad (m/s) con la distancia recorrida obtenida en el video, dividida entre el tiempo elegido $v = \frac{d}{t}$.

Se tomaron diferentes criterios con el fin de estandarizar la medición de las velocidades. En cada uno de los videos se seleccionaron 5 segundos (150 cuadros), en los cuales el cangrejo mostró un movimiento continuo y en línea recta, en caso de que el cangrejo caminara el máximo del experimento, es decir, hasta llegar al borde del terrario en un menor tiempo, se redujeron la cantidad de cuadros a medir con ambas conchas.



1	Imagen a seguir
2	Gráfico del movimiento
3	Datos de posición, tiempo y cuadro
4	Escala
5	Punto de partida
6	Punto final
---	Distancia del recorrido

Figura 8. Esquema donde se muestra el modo de funcionamiento de TRACKER.



4.4 Análisis de datos

Se realizó una descripción de la población experimental, adicionalmente, se realizó una descripción de la distribución de los rangos de peso por sexo en nuestra población experimental.

Se analizó la normalidad (distribución) de los datos para cada variable (profundidad de las huellas, mm; velocidad de caminata, m/s) en ambos tipos de concha. Se realizó un análisis de la distribución de la velocidad de desplazamiento, de la profundidad de las huellas de la quela izquierda y de la concha de los cangrejos portando conchas R vs. SR, a través de pruebas de t de Student pareadas.

Por último, se calcularon las diferencias proporcionales en el porcentaje de rastros continuos que quedaron tras el desplazamiento de los cangrejos ermitaño con cada concha para los datos registrados que describen cualitativamente los rastros (como continuos o discontinuos). Adicionalmente, las frecuencias de rastros continuos y discontinuos fueron analizadas y comparadas a través de una prueba binomial entre las dos muestras (R y SR), contrastando la hipótesis nula de que la proporción de huellas discontinuas sería mayor a 0.5.



5. Resultados

5.1 Descripción de la población experimental

La muestra utilizada para este experimento constaba de 30 organismos, sin embargo, dos de ellos presentaron autotomía en alguno de sus apéndices por lo cual se descartaron. Por lo tanto, se utilizaron 28 organismos de los cuales 13 fueron hembras y 15 machos distribuidos en diferentes rangos de peso (Fig. 9). La mayor parte de los organismos tanto machos como hembras, se encontraron dentro de los rangos de 0.41 a 0.60 y 0.61 a 0.80. Los promedios de las medidas morfométricas de hembras y machos se presentan en la Tabla 1.

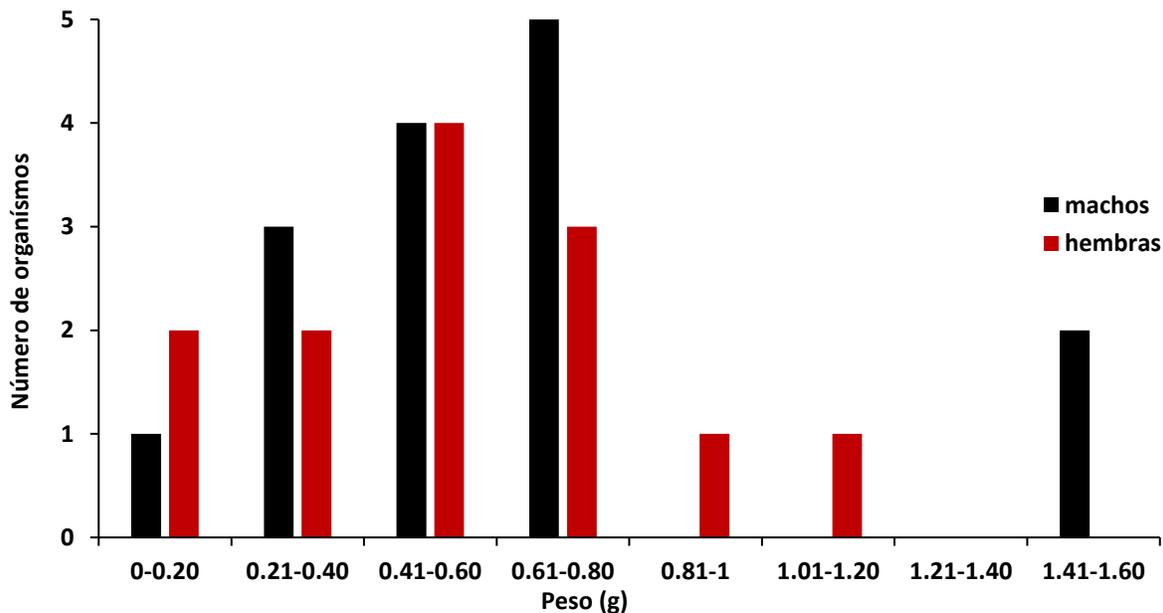


Figura 9. Peso en gramos de los organismos de la población experimental.



Tabla 1. Promedio y desviación estándar de peso, longitud de quela y de cefalotórax de la población experimental total y por sexos.

	Peso (g)	Longitud de la quela izquierda (mm)	Longitud del cefalotórax (mm)
Promedio de la población experimental	0.61	6.63	8.57
DS	0.35	1.22	1.41
Promedio Hembras	0.55	8.34	6.45
DS	0.28	1.19	1.15
Promedio Machos	0.68	8.78	6.81
DS	0.41	1.36	1.66



5.2 Selección de concha

La ecuación que describe la relación entre la talla de concha y el peso de los cangrejos ermitaño es $y=3.94\ln(x) + 20.89$, $r^2=0.71$ (Fig. 10). Los cangrejos ermitaños eligieron conchas más grandes y pesadas en el experimento de selección de concha que las que ocupaban en el campo, que tenían un diámetro promedio de 14.32 mm (DS= 2.44) y un peso promedio de 0.47 g (DS=0.21), mientras que las conchas seleccionadas en este experimento presentaron un diámetro promedio de 18.21 mm (DS= 2.49) y un peso promedio de 0.95 g (DS= 0.39).

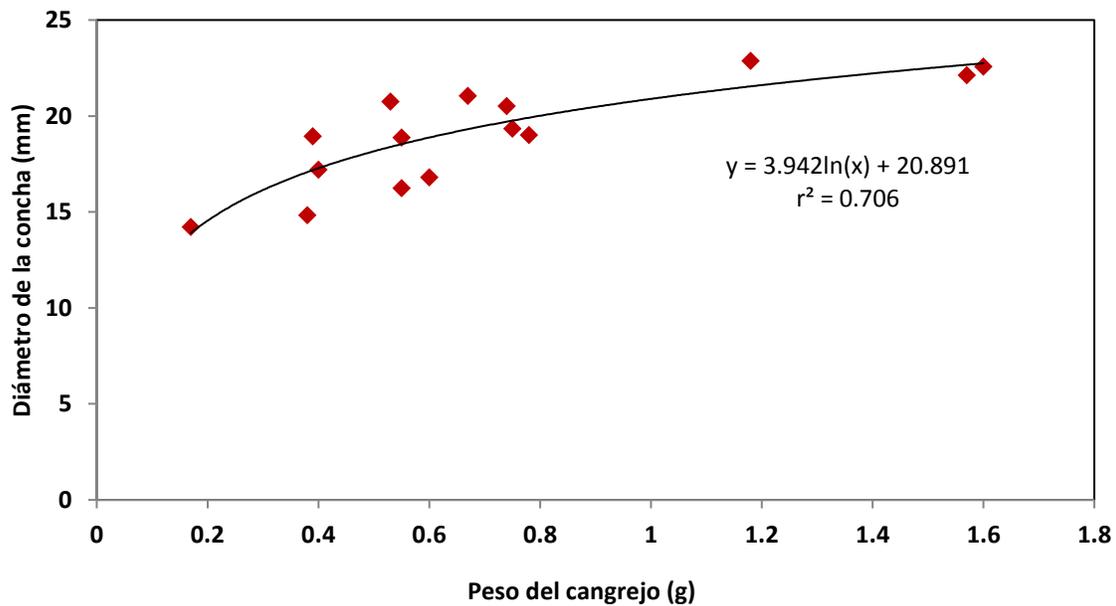


Figura 10. Relación logarítmica entre el peso de los cangrejos ermitaño (*Coenobita compressus*) y el diámetro de la concha (*Nerita scabricosta*) obtenida en el experimento de selección.



5.3 Profundidad de las huellas

La profundidad de las huellas de las conchas en los rastros de los cangrejos ocupando conchas SR (profundidad media= 0.72 ± 0.06 mm; ES) fue mayor que la obtenida al realizar la caminata utilizando conchas R (profundidad media= 0.44 ± 0.03 ; ES; t de Student pareada: $t=4.498$, $*P<0.001$; Fig. 11).

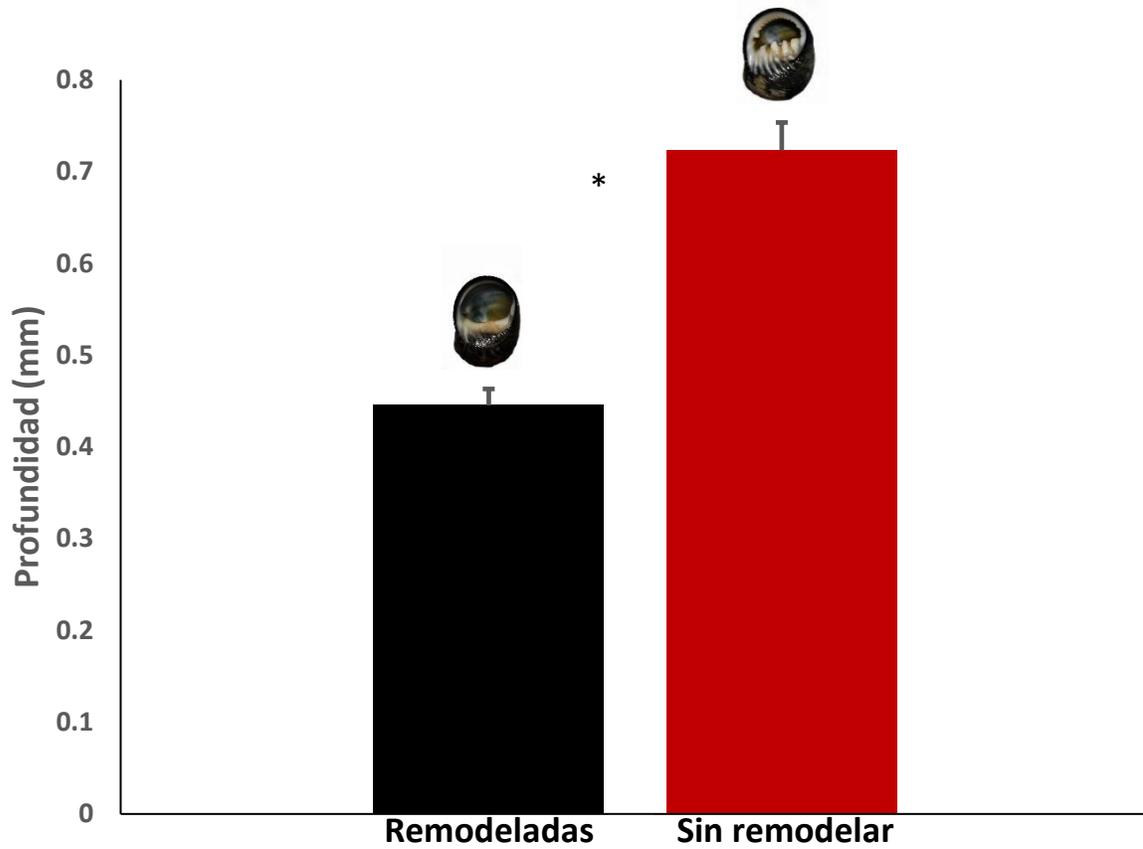


Figura 11. Profundidad promedio (\pm ES) de las huellas de concha dejadas por cangrejos utilizando conchas remodeladas y sin remodelar.



En la profundidad de las huellas del quelípedo izquierdo, no se observaron diferencias en las profundidades obtenidas en los rastros obtenidos con conchas R vs. SR. ($t=0.063$, $*P=0.949$). Donde se obtuvo una profundidad media de 0.56 ± 0.05 mm (ES) en las conchas R, mientras que en las conchas SR se obtuvo una profundidad media de 0.57 ± 0.05 mm (ES; Fig. 12).

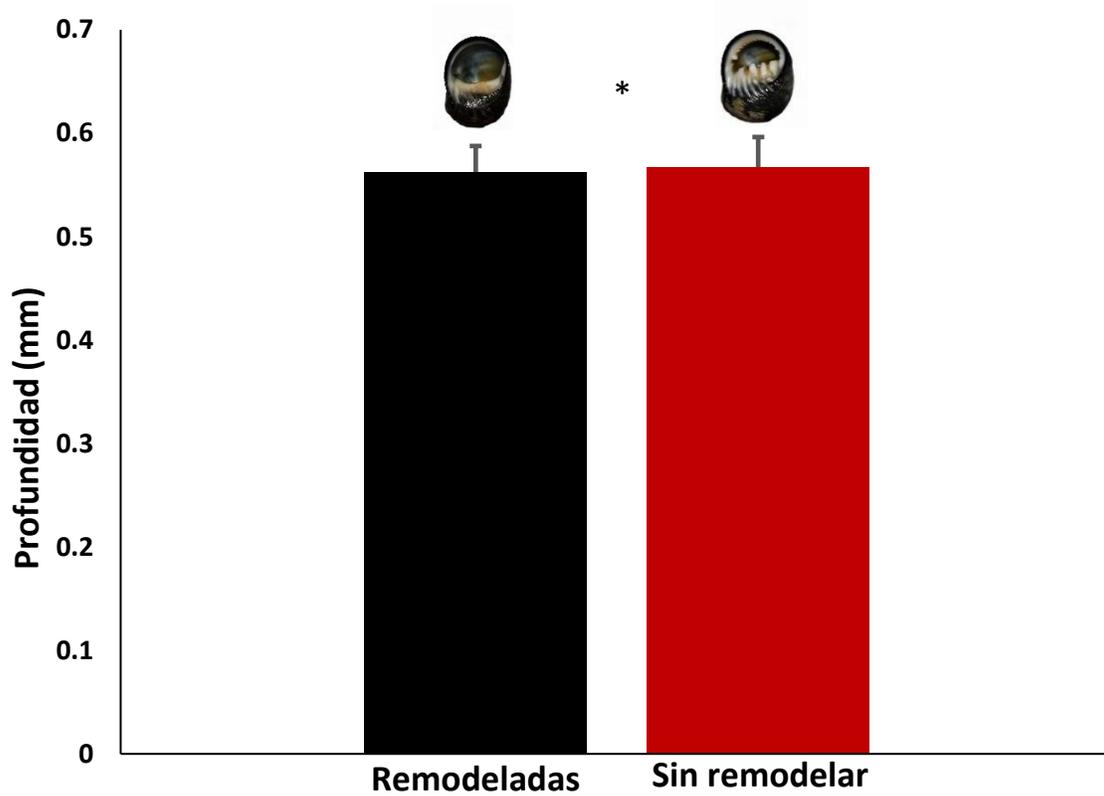


Figura 12. Profundidad promedio (\pm ES) de las huellas del quelípedo izquierdo impresas por cangrejos utilizando conchas remodeladas y sin remodelar.



5.4 Descripción y análisis de la continuidad de los rastros de los cangrejos ermitaño

Un total de 56 rastros fueron analizados, es decir, 28 rastros por tipo de concha. En el caso de las conchas SR se obtuvo un total de 23 rastros continuos y 5 rastros discontinuos, lo cual representó un porcentaje de 82.14% de rastros continuos cuando los cangrejos utilizaban este tipo de conchas. Por otro lado, los rastros obtenidos cuando los cangrejos utilizaron conchas R, mostraron un total de 11 rastros continuos y 17 rastros discontinuos, lo que en porcentajes representó un 39% de rastros continuos (Fig. 13).

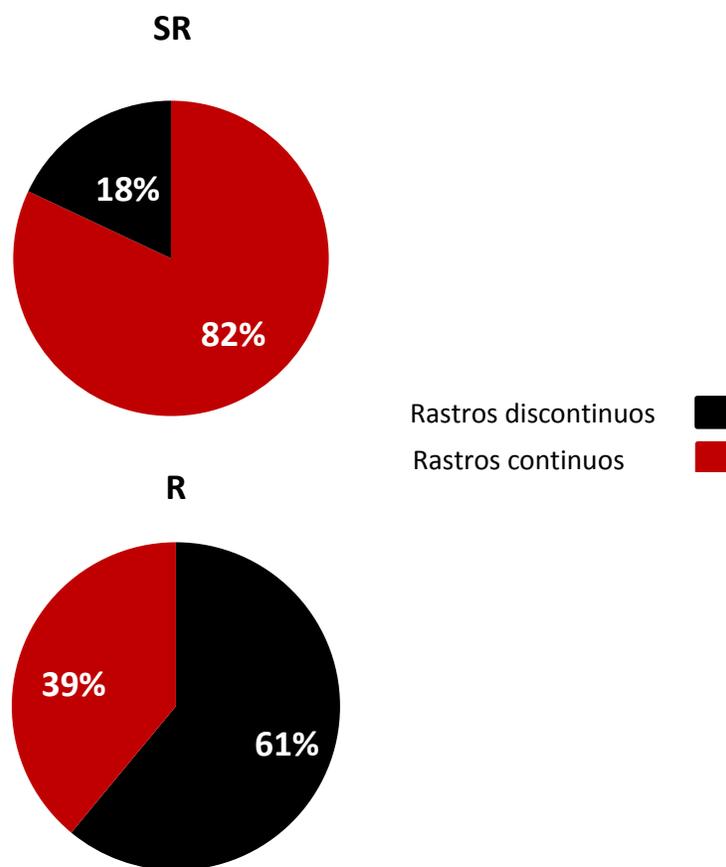


Figura 13. Porcentajes del tipo de huella obtenida tras la caminata de cangrejos utilizando conchas sin remodelar (SR) y conchas previamente remodeladas (R).



La proporción de huellas continuas fue mayor en cangrejos ermitaño ocupando conchas SR (prueba binomial, $*P=0.001$; Fig. 14a). Mientras que al utilizar conchas R la proporción de huellas discontinuas y continuas fue similar (prueba binomial, $*P=0.345$; Fig. 14b).

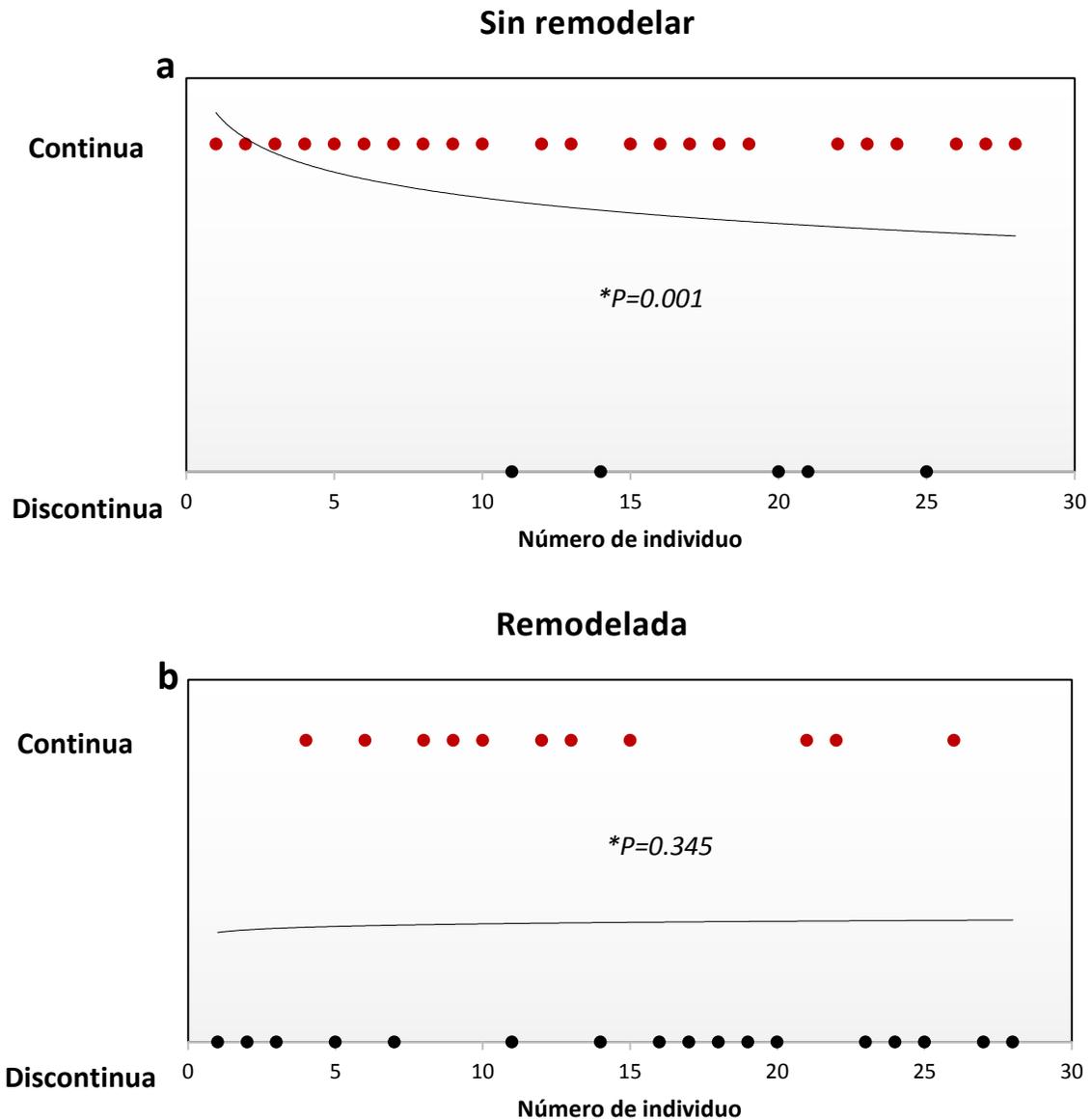


Figura 14. Resultados de las proporciones de presencia y ausencia de rastros continuos con ambas conchas; en rojo se muestran los cangrejos que dejaron rastros continuos y en negro los cangrejos que dejaron rastros discontinuos.



5.5 Velocidad de desplazamiento de los cangrejos ermitaño

La velocidad (m/s) promedio de *C. compressus* se redujo aproximadamente 10% al utilizar conchas SR (SR: velocidad promedio= 0.017 ± 0.001 m/s; ES; R: velocidad promedio= 0.019 ± 0.001 m/s; ES; t de Student pareada: $t=-2.268$, $*P=0.032$; Fig. 15).

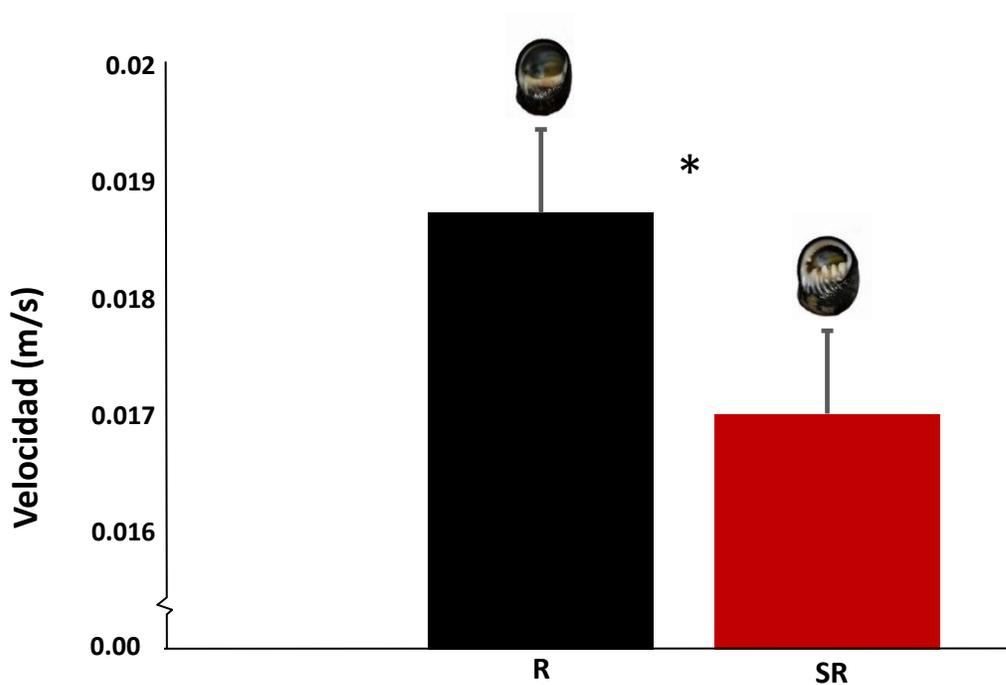


Figura 15. Velocidad promedio (\pm ES) de los cangrejos ermitaños utilizando conchas remodeladas (negro) y sin remodelar (rojo).



6. Discusión

6.1 Experimento de selección de concha

En este estudio se demostró que los cangrejos ermitaño de la especie *C. compressus*, cambian la concha que portan en campo por una considerablemente más grande y pesada (diámetro 27% mayor y 102% más pesada, es decir el doble de peso). De acuerdo con Thacker (1994), el ajuste de las conchas en *C. compressus* es un factor que modifica la conducta de investigación de un nuevo recurso. Los individuos que ocupan conchas más ajustadas investigan con mayor frecuencia las conchas disponibles. Lo anterior explica el cambio de conchas por otras considerablemente más grandes y pesadas e indica que en la localidad de Troncones, Guerrero hay una baja disponibilidad de conchas, lo que podría ser la principal limitante para el tamaño de las poblaciones de cangrejos ermitaño (Hazlett, 1981).

Seyfabadi *et al.* (2013) realizaron uno de los pocos trabajos de selección de concha en cangrejos ermitaños terrestres. En este estudio, los cangrejos se colocaron sin concha durante el proceso selección, donde los cangrejos que ocupaban conchas ajustadas tienden a cambiarlas por conchas más grandes, sin embargo, la elección de conchas fue limitada a sólo tres conchas por cangrejo ermitaño con un rango de tiempo de media hora para elegir. En el presente trabajo, el experimento de selección fue realizado utilizando cangrejos que ocupaban la concha en la que fueron recolectados, esto con el fin de disminuir el posible sesgo al elegir una concha causado por el estrés de haber sido despojados previamente. El tiempo que se dio a los cangrejos para seleccionar una concha en este estudio fue considerablemente mayor con el fin de disminuir la probabilidad de que los cangrejos no porten la concha preferida tras finalizar la prueba (Borjesson y Szelistowski, 1989). Además, de acuerdo a lo realizado por Arce y Alcaraz (2012), en especies de cangrejos ermitaños marinos, el número de conchas a elegir para cada cangrejo fue considerablemente mayor, dando a



los cangrejos un amplio rango de tallas a elegir, lo cual nos da resultados más acertados incrementando la confiabilidad de la ecuación.

La baja disponibilidad de conchas de gasterópodo en la localidad de Troncones, Guerrero, genera que los cangrejos ocupen conchas muy ajustadas. Por lo tanto, en caso de que haya conchas disponibles, los cangrejos cambiarán a conchas más grandes debido a las diferentes ventajas que les ofrece una concha de mayor tamaño, por ejemplo, un mayor crecimiento, y una mayor reserva de agua. A pesar de que se ha reportado que el ocupar una concha más pesada aumenta los costos en términos de metabolismo (Herreid y Full, 1986b; Briffa y Elwood, 2005), el proceso de remodelación contrarresta los efectos negativos de una concha pesada al reducir el peso de la misma.

Adicionalmente, los resultados de este experimento permitieron realizar una ecuación con la cual se pudo estimar la talla de concha adecuada de la especie *N. scabricosta* para el cangrejo *C. compressus* sólo con conocer el peso del mismo y sin necesidad de realizar más experimentos de selección, lo que podría ser información útil para futuras investigaciones con esta especie.



6.2 Profundidad y tipo de rastros

Entre los ermitaños semi-terrestres, la diferencia en el peso de las conchas sin remodelar respecto a las remodeladas contribuye a que los cangrejos carguen la concha de manera continua durante su caminata, por lo que el constante contacto de ésta con la arena deja un rastro continuo tras el desplazamiento del cangrejo. Además, el impacto de una concha más pesada pudo observarse en los resultados de la profundidad de sus huellas, ya que se estimó que éstas fueron menos profundas en los rastros de la caminata con conchas remodeladas. Es decir, cuando *C. compressus* remodela su concha en un proceso que puede durar varios meses (M. Laidre, comunicación personal), la especie modifica su refugio de tal manera que tiene mayor capacidad de cargarla disminuyendo el arrastre por fricción con el sustrato al desplazarse. El proceso de remodelación además de aligerar las conchas aumenta el volumen interno de las mismas, dando así ventajas tales como mayor espacio para guardar agua, para resguardar su puesta y para crecer a mayores tallas sin necesidad de cambiar a una nueva concha (Greenaway, 2003; Laidre, 2012a), además de reducir el costo energético al desplazarse (Contreras-Garduño *et al.* 2005).

La profundidad de las huellas dejadas por el quelípodo izquierdo no mostraron diferencias entre ambos tipos de concha, este resultado se debió posiblemente a las características del medio granular (en este caso arena), donde el área de interacción entre el quelípodo y el sustrato son la misma sin importar el tipo y peso de la concha, por lo tanto, la arena presenta el mismo grado de compresión en ambos casos (Ding *et al.*, 2013).

La proporción de rastros continuos fue mayor cuando los cangrejos realizaron su caminata utilizando conchas sin remodelar, que son más pesadas que las remodeladas ya que no han sufrido un desgaste interno por la remodelación. Las conchas de *N. scabricosta* utilizadas en este estudio reducen su peso aproximadamente en un 10% tras el proceso de remodelación (datos no publicados, obtenidos del banco de conchas del laboratorio de Ecofisiología Animal). En este



estudio, cuando los cangrejos utilizaron conchas previamente remodeladas la proporción de rastros discontinuos aumentó de un 18% a un 61%. La continuidad de los rastros muy probablemente está relacionada con la forma de caminar de los cangrejos ermitaño, ya que se ha propuesto que utilizan el abdomen y el cuarto y quinto pares de apéndices modificados para cargar la concha (Herreid y Full, 1986a; Rendon-Salinas, 2000). La impresión intermitente de huellas que deja la concha en los rastros de locomoción de los cangrejos ermitaño, puede indicar que los individuos tienen la capacidad de cargar por periodos muy cortos las conchas, dejándolas caer sobre el sustrato de manera intermitente.

A pesar de que este fenómeno no ha sido reportado previamente, Walker *et al.* (2003), publicaron rastros de *Coenobita clypeatus* (Fabricius 1787) donde puede observarse un rastro de tipo discontinuo. Este estudio fue realizado utilizando cangrejos que portaban su concha original al ser recolectados. Aunque existen pocos trabajos que evalúen el efecto de diferentes atributos, particularmente el peso de las conchas de ermitaños semi-terrestres en la locomoción (Herreid y Full, 1986a; Osorno *et al.*, 1998), se conoce que *C. compressus* evita utilizar conchas con un peso 50% mayor que la talla preferida (Contreras-Garduño *et al.*, 2005). Entre las especies de ermitaños de hábitos acuáticos se han publicado diversos estudios en los que señala que el peso de las conchas tiene diferentes ventajas y desventajas para los portadores en términos ecológicos (Reese, 1969; Vance, 1972; Bertness, 1982; Argüelles *et al.*, 2009). Aunque entre las especies de los cangrejos ermitaño acuáticos no ocurre el proceso de remodelación interna de las conchas, éstos presentan algunos mecanismos de utilización de las estructuras con respecto a su peso, que sugieren que portar una concha pesada limita la distancia que pueden desplazarse, modificando sus estrategias de forrajeo (Alcaraz y García-Cabello, 2017). La especie intermareal *Calcinus californiensis*, utiliza conchas de mayor peso en las zonas con mayor exposición al oleaje ya que éstas incrementan la estabilización en el sustrato evitando que sean arrastrados por la corriente de agua (Arce y Alcaraz, 2012; Toledo-Rojas, 2016).



6.3 Velocidad de caminata

En este trabajo se logró identificar una reducción de aproximadamente el 10% en la velocidad del desplazamiento de los cangrejos ermitaño al utilizar una concha sin remodelar. Estudios realizados en otros grupos de artrópodos han demostrado las ventajas de desplazarse cargando un menor peso, ya que los organismos tendrán mejor desempeño en tareas ecológicamente relevantes como el forrajeo, el escape de depredadores y la exploración del ambiente (Torres-Contreras y Vásquez, 2004; Ruhland *et al.*, 2016). En la locomoción de organismos terrestres, las características del sustrato son de suma importancia, donde el tipo y grosor del sustrato afectan directamente en el desempeño del organismo (Jamil, 2016).

La reducción en la velocidad se debe posiblemente a que las conchas que no han sido remodeladas tienen un mayor arrastre sobre el sustrato al incrementar el contacto entre la concha y el sustrato que, como se vio en los resultados anteriores, generó mayor fricción que cuando se ocupan conchas que son más ligeras. Este aumento en la fricción ocasiona que el cangrejo necesite una mayor fuerza para desplazarse impactando directamente en la velocidad que puede lograr (Lambe y Whitman, 2004). La reducción en la velocidad se puede relacionar con la modificación del uso de la energía para impulsarse a través del medio granular que, a diferencia de un sustrato más sólido, requiere un mayor esfuerzo de carga (Chapple, 2012). Bernadou y Fourcassié (2008) lograron demostrar que el desempeño locomotor de la hormiga *Lasius niger* se ve disminuido directamente por el grosor del sustrato en el que se desplazan, ya que las hormigas son más veloces al caminar en sustratos más finos. Por otro lado, Mazouchova *et al.* (2010) explican que en el caso de la tortuga marina *Caretta caretta*, la velocidad de desplazamiento no se ve modificada por el tipo de sustrato, esto debido a sus apéndices en forma de aleta que les permite interactuar con un medio granular de forma adecuada, causando una fuerza de compresión en la arena al desplazarse, evitando así la reducción en la velocidad. A diferencia de las tortugas, los cangrejos ermitaño y las hormigas presentan



apéndices en forma de aguja que al cargar mayor peso se introducen fácilmente en la arena dificultando caminar en la superficie, lo que les imposibilita causar una compresión del sustrato adecuada al desplazarse. Al incrementar la frecuencia de los pasos, el tiempo de soporte en el sustrato sería más corto como una respuesta para facilitar la caminata (Chapple, 2012; Li *et al.* 2013). Esta modificación en la forma de locomoción se hace más costosa conforme incrementa el peso de los individuos, y en el caso de los ermitaños por la masa que corresponde a la concha de gasterópodo que utilizan como refugio móvil.

Utilizar una concha previamente remodelada provee de diferentes ventajas en términos de locomoción a los cangrejos ermitaños, permitiéndoles un mejor desempeño en la realización de tareas en las cuales los cangrejos necesitan desplazarse grandes distancias; tareas tales como forrajeo, búsqueda de pareja y de agua. Por lo tanto, los beneficios de utilizar una concha remodelada permite a los cangrejos cumplir con su importante papel en el ecosistema.



7. Conclusiones

1. Se identificaron algunas ventajas en términos de locomoción de la utilización de conchas previamente remodeladas al desplazarse en cangrejos ermitaño semi-terrestres.
2. Se identificó a través del análisis de los rastros de los cangrejos ermitaño que la utilización de conchas sin remodelar aumentó el arrastre de la concha sobre la arena.
4. El aumento en el arrastre causado por la utilización de conchas más pesadas redujo la velocidad de desplazamiento de los cangrejos, además de posiblemente aumentar el costo de la caminata.
5. Estas ventajas permiten a los cangrejos del género *Coenobita* llevar a cabo tareas como forrajeo, búsqueda de pareja, puesta de larvas y reabastecimiento de agua de manera más rápida y eficiente.



8. Literatura citada

- Abrams, P. 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). *Oecologia*, **34**: 239-253.
- Alcaráz, G. y Garcia-Cabello, K. N. 2017. Feeding and metabolic compensations in response to different foraging costs. *Hydrobiologia*, **787(1)**: 217-227.
- Aoi, S., Egi, Y., Tsuchiya, K. 2013. Instability-based mechanism for body undulations in centipede locomotion. *Physical Review E*, **87(1)**: 012717.
- Arce, E., Alcaráz, G. 2012. Shell preference in a hermit crab: comparison between a matrix of paired comparisons and multiple-alternative experiment. *Marine Biology*, **159**: 853-862.
- Argüelles, A., Álvarez, F., Alcaraz, G. 2009. Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. *Scientia Marina*, **73(4)**: 717-723.
- Barnes, D. 1997. Ecology of tropical hermit crabs at Quirimba Island, Mozambique: vertical migration (tree climbing). *Marine Ecology Progress Series*, **158**: 233-240.
- Bernadou, A., Fourcassié, V. 2008. Does the substrate coarseness matter for foraging ants? An experiment with *Lasius niger* (Hymenoptera; Formicidae). *Journal of Insect Physiology*, **54**: 534-542.
- Bertness, M. 1982. Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **64**: 159-187.
- Biewener, A. 2007. Animal locomotion. Oxford Animal Biology Series, Oxford University Press, pp. 281.



- Borjesson, D., Szelistowski, W. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* Stimpson in a tropical mangrove estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **133**: 213-228.
- Briffa, M., Dallaway, D. 2007. Inter-sexual contests in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: females fight harder but males win more encounters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**: 1781-1787.
- Briffa, M., Elwood, R. 2005. Metabolic consequences of shell choice in *Pagurus bernhardus*: do hermit crabs prefer cryptic or portable shells? *Behavioral Ecology Sociobiology*, **59**: 143-148.
- Chapple, W. 1973. Role of the abdomen in the regulation of shell position in the hermit crab, *Pagurus pollicarus*. *Journal of Comparative Physiology*, **82**: 317-332.
- Chapple, W. 2012. Kinematics of walking in the hermit crab, *Pagurus pollicarus*. *Arthropod Structure & Development*, **41**: 119-131.
- Contreras-Garduño, J., Osorno, J., Macías-García, C. 2005. Long-term costs of using heavy shells in terrestrial hermit crabs (*Coenobita compressus*) and the limits of shell preference: an experimental study. *Journal of Zoology*, **266**: 377-383.
- Davis, R., Minter, N., Braddy, S. 2007. The neoichnology of terrestrial arthropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **255**: 284-307.
- Ding, L., Gao, H., Deng, Z., Song, J., Liu, Y., Iagnemma, K. 2013. Foot-terrain interaction mechanics for legged robots: Modeling and experimental validation. *The international Journal of Robotics Research*, **32(13)**: 1585-1606.
- Edwards, M. 1836. Observations zoologiques sur les Pagurus et description d'un nouveau genre de la tribu des Paguriens. *Annales des Sciences Naturelle Zoologie*, Paris, **6(2)**: 257-288.



- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibañez y A. Valdés-González. 2007. Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **78**: 33-40.
- García-Cubas, A., Reguero, M. 2004. *Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar Caribe*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, pp. 168.
- Glassel, S. 1937. The temleton crocker expedition. XI. Hermit crabs from the Gulf of California and the west Coast of Lower California. *New York Zoological Society*, **22 (3)**: 241-263.
- Guillen, F., Osorno, J. 1992. Elección de concha en *Coenobita compressus* (Decapoda: Coenobitidae). *Revista de Biología Tropical*, **41 (1)**: 65-72.
- Greenaway, P. 2003. Terrestrial adaptations in the Anomura (Crustacea: Decapoda). *Memoirs of Museum Victoria*, **60**: 13-26.
- Grubb, P. 1971. Ecology of terrestrial decapod crustaceans on Aldabra. *Philosophical Transactions of the Royal society of London*, **260**: 411-416.
- Hazlett, B. 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**: 1-22.
- Herreid, C., Full, R. 1986a. Locomotion of hermit crabs (*Coenobita compressus*) on beach and treadmill. *Journal of Experimental Biology*, **120**: 283-296.
- Herreid, C., Full, R. 1986b. Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology*, **120**: 297-308.
- Jamil, A. 2016. Animal locomotion in different mediums. *Resonance*, **21**: 545-556



- Laidre, M. 2012a. Niche construction drives social dependence in hermit crabs. *Current Biology*, **22**: R861-R862.
- Laidre, M. 2012b. Homes for hermits: temporal, spatial and structural dynamics as transportable homes are incorporated into a population. *Journal of Zoology*. **288**: 33-40.
- Laidre, M. 2014. The social lives of hermits. *Natural History Magazine*. Tomado de: <http://www.naturalhistorymag.com/features/122719/the-social-lives-of-hermits>.
- Lambe, W., Whitman, R. (2004). *Mecánica de Suelos*. Instituto Tecnológico de Massachusets. EUA. Editorial Limusa, pp. 575.
- Lancaster, I. 1988. *Pagurus bernhardus*- an introduction to the natural history of hermit crabs. *Field studies*, **7**: 189-238.
- Li, C., Zhang, T., Goldman, D. 2013. A terradynamics of legged locomotion on granular media. *Science*, **339**: 1408-1412.
- Mazouchova, N., Gravish, N., Savu, A., Goldman, I. 2010. Utilization of granular solidification during terrestrial locomotion of hatching sea turtles. *Biology letters*, **6**: 398-401.
- McLaughlin, P. 1989. *Comparative morphology of recent Crustacea*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA, pp. 177.
- McLaughlin, P., Türkay, M. 2010. Paguroidea Latreille, 1802. In: R. Lemaitre and P. McLaughlin (2017). World Paguroidea & Lomisoidea database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/traits/aphia.php?p=taxdetails&id=106687> on 2017-09-12.
- McNeil, A. 1982. *Locomotion of animals*. Blackien & Son. London, England, pp. 377.



- Osorno, J., Fernández-Casillas, L., Rodríguez-Juárez, C. 1998. Are hermit crabs looking for light and large shells?: evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **222**: 163-173.
- Reese, E. 1969. Shell selection behavior of hermit crabs. *Animal Behaviour*, **10**: 347-360.
- Rendon-Salinas, E. 2000. Elección de conchas, por parte de cangrejos ermitaños *Coenobita compressus*, de géneros diferentes de gasterópodos. *Ciencia y Mar*, **4**: 51-54.
- Ruhland, F., Pétilion, J., Tralalon, M. 2016. Physiological costs during the first maternal care in the wolf spider *Pardosa saltans* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Insect Physiology*, **95**: 42-50.
- Seyfabadi, J., Motazedi, M., Khodabandeh, S., Kheirabadi, N., Safaei, M. 2013. Shell selection in the Land Hermit Crab, *Coenobita scaveola* (Forsk., 1775), from Larak Island, Persian Gulf (Decapoda: Coenobitidae). *Zoology in the Middle East*, **59(1)**: 59-65.
- Thacker, R. W. 1994. Volatile shell-investigation cues of land hermit crabs. *Journal of Chemical Ecology*, **20(7)**: 1457-1482.
- Theunissen, L., Bekemeler, H., Dürr, V. 2015. Comparative whole-body kinematics of closely related insect species with different body morphology. *The Journal of Experimental Biology*, **218**: 340-352.
- Toledo-Rojas, B. 2016. Consecuencias del oleaje sobre la preferencia de conchas de gasterópodos y sus costos energéticos en el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 48 pp.
- Torres-Contreras, H., Vásquez, R. A. 2004. A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Societia*, **51**: 265-270.



Vance, R. 1972. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology*, **53(6)**: 1075-1083.

Vermeij, G. 2012. Evolution: Remodeling hermit shelters. *Current Biology*, **22**: R882-R884.

Völker, L. 1967. Zur Gehäusewahl des Land-Einsiedlerkrebses *Coenobita scaevola* Forskal vom Roten Meer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **1**: 168-190.

Walker, S., Holland, S., Gardiner, L., 2003, *Coenobichnus currani* (new ichnogenus and ichnospecies): fossil trackway of a land hermit crab, Early Holocene, San Salvador, Bahamas: *Journal of Paleontology*, **77(3)**: 576-582.

de Wilde, P. 1973. On the ecology of *Coenobita clypeatus* in Curacao with reference to reproduction, water economy and osmoregulation in terrestrial hermit crabs. *Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands*, **44**: 1-138.