



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**OCUPACIÓN, PREFERENCIA Y COMPETENCIA
POR CONCHAS DE GASTERÓPODOS EN DOS
ESPECIES DE CANGREJOS ERMITAÑOS**

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:**

**EMILIA FERNANDA GUERRERO MONTES DE
OCA**



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

Cd. Universitaria, D. F. 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Canek dijo:

- Nunca te enorgullezcas de los frutos de tu inteligencia. Solo eres dueño del esfuerzo que pusiste en su cultivo; de lo que logra, nada más eres un espectador. La inteligencia es como una flecha: una vez que se aleja del arco, ya no lo gobierna nadie. Su vuelo depende de tu fuerza, pero también del viento y, ¿por qué no decirlo?, del destino que camina detrás de ella.

Ermilo Abreu Gómez

Hojas de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Guerrero
Montes de Oca
Emilia Fernanda
Tel. 55981457
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308010257

2. Datos del tutor

Dra.
Guillermina
Alcaraz
Zubeldia

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Javier
Alcocer
Durand

4. Datos del sinodal 2

Dr.
José
Luis
Villalobos
Hiriart

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Karla
Kruesi
Cortés

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Rodolfo
Omar
Arellano
Aguilar

7. Datos del trabajo escrito

Ocupación, preferencia y competencia por conchas de gasterópodos en dos especies de cangrejos ermitaños.
2015
44 pp.

Agradecimientos

A mi mamá la Dra. Verónica Montes de Oca, gracias a ti me he forjado como una persona que sigue sus ideales, tu fortaleza me ha enseñado a no rendirme fácilmente, tus exigencias me han empujado hacia adelante y tu apoyo en todos mis estudios, han sido esenciales. ¡Muchas gracias mamá!

A mi papá el Ing. José Luis Guerrero Flores, tú me enseñaste desde niña lo importante y valioso que es la vida. Tu gran fascinación por aprender y ser feliz con simples momentos del día a día me han enseñado a ser valiosa por lo que soy y no por lo que tengo. ¡Muchas gracias papá!

A mi hermano Octavio, gracias por defenderme y cuidarme.

A mi prima Camelia, desde que naciste me has acompañado en risas, travesuras, pláticas y grandes aventuras, te quiero muchísimo mi hermana del alma.

A mi abuelita Fanny, gracias a ti he podido ser fuerte ante cualquier adversidad, tú me has enseñado a luchar por mis sueños y trabajar por ellos, tus cuidados y tus cariños han sido determinantes en mi vida, te quiero muchísimo mi segunda madre.

A todos mis tíos, tío Paco, tío Marco, tía Claudia y mi tío Roger, les agradezco por el apoyo, las risas y las enseñanzas que me han brindado hasta esta etapa de mi vida.

A Falcón, gracias por tu gran apoyo todos estos años, siempre sabes cómo darme fuerzas para seguir adelante, gracias por escucharme y siempre estar ahí para mí. Gracias. Te amo.

A Fercha, gracias por todos estos años de amistad, aunque vivamos muy lejos yo sé que una llamada tuya bastará para hacerme sentir que estás aquí apoyándome y hacerme reír por tonterías. Gracias.

A mis amigos: Porfirio, Ana Frida, Tetsuya, Leonardo, Rosario, Rodrigo, Clarisa, Eric, Alfredo, Pamela, Héctor, Javis, Silvia, Julietita, Lucy, Karen, Toñito, Augusto, Víctor, Pablo, Lois y Pancho, tenerlos en este camino ha sido una experiencia única, gracias por todo y los quiero mucho.

Agradezco mucho a mi tutora, y amiga la Dra. Guillermina Alcaraz, gracias por todo tu apoyo y atenciones que hicieron posible este logro. Tus enseñanzas fueron muy importantes para mí, desde una pequeña plática hasta horas de discusión, pero divirtiéndonos siempre. Muchas gracias por todas las oportunidades brindadas en este tramo de mi vida.

De igual manera, agradezco a la Dra. Karla Kruesi, gracias por tu apoyo en todo momento, por enseñarme la importancia de trabajar en grupo y dar siempre lo mejor de mí y de mi trabajo a los demás.

Muchas gracias a mis compañeros de laboratorio: Brenda, Isabel, Naty, Cynthia,

Fer, Gastón, Elsay, Guille y Karla, gracias por permitirme integrarme en su grupo de trabajo y por su gran apoyo en todo momento. Me han enseñado la importancia del trabajo en equipo y que la mejor manera de tomar las situaciones es con un poco de risa ¡Gracias chicas!

A los miembros de mi comité, a la Dra. Karla Kruesi, Dr. Javier Alcocer, Dr. Omar Arellano y 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 a todos mis profesores que me permitieron aprender de ellos y de esta hermosa carrera sin duda. ¡Gracias!

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (Proyecto PAPIIT IN-211915) por brindar el apoyo económico para la adquisición del material y las salidas al campo, fundamentales para la realización de mi trabajo de tesis.

Al Proyecto PAPIIT IN-213112 por la beca de licenciatura con la que inicié mi trabajo en el grupo de Ecofisiología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Proyecto CB-2011-167915) por el apoyo brindado para la realización de esta tesis.

CONTENIDO

RESUMEN

1.	INTRODUCCIÓN.....	1
1.1.	<i>Disponibilidad por los recursos y competencia interespecífica.....</i>	<i>1</i>
1.2.	<i>Biología general de los cangrejos ermitaños.....</i>	<i>4</i>
1.3.	<i>Distribución.....</i>	<i>6</i>
1.4.	<i>Ocupación, Preferencia y Competencia en cangrejos ermitaños.....</i>	<i>6</i>
1.5.	<i>Antecedentes.....</i>	<i>9</i>
2.	OBJETIVOS.....	10
2.1.	<i>Objetivo general.....</i>	<i>10</i>
2.2.	<i>Objetivos particulares.....</i>	<i>10</i>
3.	HIPÓTESIS.....	11
4.	ÁREA DE ESTUDIO.....	12
5.	FASES DE ESTUDIO.....	14
6.	MATERIAL Y MÉTODOS.....	15
6.1.	<i>Colecta y mantenimiento de los organismos.....</i>	<i>15</i>
6.2.	<i>Ocupación de conchas.....</i>	<i>16</i>
6.3.	<i>Preferencia de talla.....</i>	<i>17</i>
6.4.	<i>Secuencia de preferencia de conchas.....</i>	<i>19</i>
6.5.	<i>Combate.....</i>	<i>21</i>
6.5.1.	<i>Descripción de las conductas.....</i>	<i>22</i>
7.	RESULTADOS.....	24
7.1.	<i>Ocupación de conchas.....</i>	<i>24</i>
7.2.	<i>Preferencia del tamaño de las conchas.....</i>	<i>27</i>
7.2.1.	<i>Índice de adecuación de la concha (SAI).....</i>	<i>28</i>
7.3.	<i>Secuencia de preferencia de conchas.....</i>	<i>28</i>
7.4.	<i>Combate.....</i>	<i>30</i>
8.	DISCUSIÓN.....	32
8.1.	<i>Ocupación como indicador de competencia.....</i>	<i>32</i>
8.2.	<i>Disminución de competencia por diferencias en preferencia.....</i>	<i>32</i>
8.3.	<i>Resultado de la competencia (quién resulta ganador).....</i>	<i>33</i>
9.	CONCLUSIONES.....	37
10.	REFERENCIAS.....	39

RESUMEN:

Las conchas de gasterópodo son un recurso muy importante para los cangrejos ermitaños. Los cangrejos ermitaños utilizan conchas de gasterópodo como un recurso indispensable para proteger su abdomen blando. *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus* dependen de las conchas de gasterópodo para sobrevivir. Estas dos especies de cangrejos ermitaños conviven en una zona del intermareal en la Playa de Troncones, Gro., teniendo una región de solapamiento en su distribución. El objetivo general de este proyecto de investigación es conocer el tipo de interacción que existe entre estas dos especies de ermitaños. Los objetivos particulares son: conocer la ocupación del recurso concha, el estado físico de las conchas que ocupan, las especies de concha que ocupan y prefieren ambos ermitaños y por último, conocer si existe una dominancia en combate por la concha preferida. En la zona del intermareal se realizó un muestreo en la zona de solapamiento de ambas poblaciones, registrando las especies de conchas que ocupaban y el estado físico de éstas. Se observó que ambas especies de cangrejo ocupan principalmente cinco especies de concha. La preferencia se determinó realizando una secuencia, con base en la predilección que tiene *C. californiensis* y *C. albidigitus* para las cinco especies de conchas, formando una secuencia de mayor a menor preferencia. La especie de cangrejo ganadora de los combates, se determinó mediante la dominancia de conductas en encuentros antagónicos. Los resultados mostraron que ambas especies de cangrejos ocupan con mayor frecuencia cinco especies de conchas y ocupan con menor frecuencia las conchas rotas. La especie *C. albidigitus* tiene una preferencia definida para las cinco especies principales de conchas, *C. californiensis* no tiene una preferencia definida. La especie *C. albidigitus* tuvo mayor dominancia en el combate. En conclusión, ambas especies de cangrejos ermitaños ocupan cinco especies principales de conchas pero solamente *C. albidigitus* tuvo una preferencia y una dominancia por el recurso. Las dos especies de cangrejos ermitaños demuestran un mecanismo de exclusión competitiva donde *C. albidigitus* es la especie más competitiva y dominante en la zona donde cohabitan estas dos especies.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Disponibilidad por los recursos y competencia interespecífica

Todos los organismos se encuentran en un contacto constante con el ambiente y con otros individuos. El contacto constante entre individuos, entre poblaciones o entre especies es llamado interacción (Begon *et al.* 2006). Existen distintos tipos de interacciones como: competencia, mutualismo, comensalismo y parasitismo. Un tipo de interacción que se abordó en este trabajo es el de competencia por un recurso.

Los recursos son elementos que son transformados para producir un beneficio y en el proceso pueden ser consumidos o utilizados (ocupados) (Tilman, 1982). Algunos ejemplos de recursos pueden ser: la comida, los refugios, las parejas reproductivas, lugares de anidación y el territorio, entre muchos otros. La obtención por el mismo recurso reduce la disponibilidad para otros individuos cuando éste es limitado (Smith y Smith, 2006; Bowers y Brown, 1982). Asimismo, la baja disponibilidad de un recurso condiciona a los organismos a adoptar ciertas formas de interacción competitiva llamada: competencia. La competencia es generada por el requerimiento común de un recurso limitado. La competencia se puede presentar entre individuos de una misma especie, entre dos o entre múltiples especies. Este tipo de interacción puede conducir a la reducción de las tasas de crecimiento, reducción de las tasas de reproducción y supervivencia de los individuos adversarios (Begon *et al.* 2006). La competencia puede afectar la dinámica de las especies, así como influenciar su distribución y evolución. La competencia también se puede dar por la preferencia de variantes o alternativas de un mismo recurso, por ejemplo: tipos de fruta, tipos de refugios o lugares de anidación.

La preferencia por una variante del mismo recurso se presenta cuando esta opción es la que mejor cumple con las necesidades y otorga más beneficios en términos de adecuación para el consumidor o beneficiario. Estudios de competencia entre especies han demostrado que algunas especies tienden a dominar a otras, generalmente dejando a las especies subordinadas opciones con menor calidad del recurso disputado (Abrams, 1981, 1982; Bertness, 1981b). Las preferencias por las mejores opciones, por lo tanto, pueden desatar un evento de competencia entre los

individuos, poblaciones o entre especies. Por ejemplo, la competencia por los refugios entre dos especies simpátricas: *Procambarus clarkii* y *Procambarus zonangulus*. Ambas especies de acóscil compiten por refugios de una calidad muy parecida. En este caso los competidores inferiores adquieren refugios de menor calidad (Blank y Figler, 1996).

La competencia por el mismo recurso o por la variante del mismo, deriva en tres posibilidades: 1) antagonismo mutuo, 2) coexistencia o 3) exclusión competitiva (Begon *et al.* 2006):

- 1) El antagonismo mutuo ocurre cuando la competencia interespecífica es más fuerte en ambas especies, que la competencia intraespecífica. La necesidad por el mismo recurso es tan fuerte, que ambas poblaciones terminan afectándose de igual manera. Un ejemplo mencionado por Begon *et al.* (2006), se basa en dos poblaciones de escarabajos de distinta especie, que se alimentan de larvas ya sea de su propia o de otra especie. Los escarabajos se comen las larvas de la otra especie mutuamente, evidenciando que el mecanismo de interacción entre estas dos especies competidoras recae en la depredación recíproca, por lo tanto, la depredación se ve más afectada de manera interespecífica que intraespecífica.
- 2) La coexistencia se presenta cuando las necesidades de una especie se asimilan de tal manera, que no influyen o escasamente influyen con la otra especie. Generalmente, las dos especies poseen cierto grado de tolerancia y explotación de distintos recursos o variantes del mismo recurso, el cual permite que la población de una especie pueda coincidir en el mismo ambiente sin interferir con la población de la otra especie (Valverde *et al.* 2005).
- 3) El principio de exclusión competitiva o Principio de Gause se refiere a que si dos especies competidoras coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de la diferenciación de los nichos efectivos. Sin embargo, si no existe dicha diferenciación de nichos, entonces una de las especies competidoras va a eliminar o excluir a otra. La exclusión ocurre cuando el nicho realizado del competidor superior, ocupa las partes del nicho fundamental del competidor

inferior (Begon *et al.* 2006). La competitividad por un recurso entre dos poblaciones, llega a ser tan fuerte a tal grado de excluir o eliminar a la otra población.

El recurso en el cual se enfoca el presente estudio es el refugio, los refugios son con frecuencia un recurso limitado que establece competencia entre los organismos. El refugio es un recurso fundamental, debido a que otorga protección de los depredadores y del medio. Algunos animales que dependen de este recurso para sobrevivir, tienen que buscar un refugio disponible o pelear por un refugio que les otorgue los mayores beneficios. Para los cangrejos ermitaños el recurso del refugio es en particular muy interesante. Los ermitaños transportan durante toda su vida un recurso que es esencial para proteger su abdomen blando y les otorga protección al ambiente, este refugio es la concha de un gasterópodo. El papel que tienen las conchas de gasterópodo, actúa como determinante en una población de cangrejos ermitaños. Si extrapolamos esa observación del recurso y la enfocamos dentro de dos especies de cangrejos ermitaños que se encuentran en poblaciones simpátricas en la misma zona intermareal, podremos observar si realmente las conchas de gasterópodo generan una competencia interespecífica.

La competencia surge de manera inter o intra específica, siempre y cuando exista la utilización por el mismo recurso o variante del mismo y éste sea escaso. De acuerdo a Smith y Smith (2007), la competencia que surge entre poblaciones simpátricas de cangrejos ermitaños es la competencia de Torneo. Esta competencia tiene lugar cuando determinados individuos ocupan un recurso que es difícilmente compartido con otros organismos, como es el caso de las conchas de gasterópodo. Por lo tanto, las poblaciones simpátricas de cangrejos ermitaños se ve afectada en este tipo de competencia debido a que los individuos que no logran obtener la concha que mejor les beneficie, tienen menores posibilidades de tener un buen crecimiento (Fotheringham, 1976; Osorno *et al.* 1998; Angel, 2000) y reproducción (Childress, 1972; Vance, 1972; Fotheringham, 1976).

La preferencia por las conchas en los cangrejos ermitaños se ha observado en investigaciones de diversos autores (por ejemplo: Bertness, 1980; Biagi *et al.* 2006;

Mantelatto *et al.* 2007; Meireles *et al.* 2008; Arce y Alcaraz, 2012). Cuando existe una preferencia por las conchas en dos poblaciones de cangrejos, la competencia por las conchas se limita a dos situaciones principales: coexistencia o exclusión competitiva. La coexistencia se presenta cuando la preferencia por las especies de conchas es distinta y no interfieren entre los cangrejos. La exclusión competitiva surge si las preferencias son similares y pueden presentar competencia de manera indirecta o directa. Cuando la competencia por el mismo recurso entre las poblaciones es indirecta, la competencia por las conchas se denomina explotación. En cambio, cuando la interacción es directa se llama interferencia, usualmente este tipo de interacción deriva conductas agonísticas o de agresividad (Begon *et al.* 2006).

La definición que algunos estudiosos de la ecología de la conducta mencionan como conductas agresivas o conductas agonísticas es cuando un organismo tiene enfrentamientos con un organismo contrincante para obtener algún recurso, ya sea comida, refugio, territorio, etc. (Drickamer *et al.* 1996). Los animales que participan en un combate por un recurso, normalmente realizan una serie de conductas agresivas en las que los competidores miden su fuerza con el contacto corporal, sin dañarse seriamente el uno al otro. Estas conductas agresivas por lo general empiezan con amenazas, posturas y movimientos para intimidar al rival (Eisner y Wilson, 1978) posteriormente, los competidores demuestran su fuerza con el contacto físico hacia el oponente.

1.2. Biología general de los cangrejos ermitaños

Las especies *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898, y *Clibanarius albidigitus* Nobili, 1901, pertenecen a la familia Diogenidae del infraorden Anomura (**Fig. 1**). Estos cangrejos ermitaños son totalmente marinos, se distribuyen en las costas mexicanas del Océano Pacífico y habitan en rocas y pozas de la zona intermareal (Arce y Alcaraz, 2011). Morfológicamente son un poco diferentes al resto de los decápodos, debido a que tienen que adaptar su cuerpo para poderlo introducir en el caracol de los gasterópodos. Poseen ojos bien desarrollados y pedunculados (Álvarez y Villalobos, 1997), dos pares de antenas (anténulas y antenas) que utilizan como mecanorreceptores (Taylor, 1967), y ocho pares de apéndices

torácicos o pereiópodos. Los primeros tres pares son llamados maxilípedos, ya que están modificados para la manipulación del alimento y forman parte de las piezas bucales. El cuarto par es quelado, es decir sus artejos terminales forma una pinza o quela, este par de pereiópodos por lo general es más grande y robusto que el resto, pueden ser similares entre sí en forma y tamaño o ser diferentes (heteroquelia), el tamaño de la quela puede variar dependiendo de la especie y son usados por el organismo para raspar, desgarrar y obtener su alimento o para conductas agonísticas (defensa y ataque). El segundo y tercer par de pereiópodos son ambulatorios, el cuarto y quinto par están reducidos en tamaño y solo se utilizan para sostener la concha (McLaughlin, 2003). El cefalotórax está poco calcificado y dividido por el surco cervical; dorsalmente el escudo torácico, es la estructura de mayor calcificación. El abdomen está modificado para introducirse y ajustarse a la cámara interna de las conchas de gasterópodos o inclusive otras cavidades, es blando (sin cubierta exterior calcificada), con cierto grado de torsión o está enroscado, para facilitar su ingreso al caracol, de esta forma protegen dicha parte del cuerpo del medio exterior y de sus depredadores. Los apéndices abdominales o pleópodos también están modificados, se reducen en número e incluso, están presentes en solamente un lado del abdomen. El abdomen termina en el telson y junto con el último par de pleópodos (urópodos) forman la porción terminal del cuerpo; telson y urópodos están armados con espinas y cerdas, y con ellas el organismo sostiene el caracol de gasterópodo e impide que se libere.



Figura 1. Vista dorsal de *C. californiensis* (derecha) y *C. albidigitus* (izquierda).
Fotografía por Emilia F. Guerrero Montes de Oca.

1.3. Distribución

La especie *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898:

Se encuentra desde Bahía Magdalena, en la costa occidental de Baja California Sur, y Puerto Peñasco, Sonora (31° 20'N) en el Golfo de California hasta a la bahía de Huatulco, Oaxaca, México y El Salvador (13° 30'N) (Villalobos *et al.* 1989; Poupin y Bouchard, 2006).

La especie *Clibanarius albidigitus* Nobili, 1901:

Se ha registrado en la costa del Pacífico americano desde Puerto Peñasco, Sonora, en el Golfo de California, México hasta Paita, Perú (Ball y Haig, 1974; Snyder-Conn, 1980; Hendrickx y Harvey, 1999).

1.4. Ocupación, Preferencia y Competencia en cangrejos ermitaños

En una población de cangrejos ermitaños la ocupación depende de la disponibilidad de conchas que se encuentren en la zona intermareal. La preferencia de conchas es una afinidad hacia ciertas características específicas como por ejemplo: la especie del gasterópodo perteneciente, el tamaño, la profundidad, la forma, la condición en que se encuentran, el peso, alto y ancho de la concha, alto y ancho de la apertura, así como la combinación de estas medidas (Markham, 1968; Childress, 1972; Vance, 1972; Fotheringham, 1976, 1980; Mitchell, 1975; Bertness, 1981a, b; Lively, 1988). La ocupación y la preferencia también dependen del estado del cangrejo como su talla, estado reproductivo, sexo del cangrejo e incluso su historia previa (conchas que ocupó el cangrejo anteriormente) (Bertness, 1981a; Asakura, 1995; Elwood *et al.* 1995; Yoshino y Goshima, 2001; Alcaraz y Kruesi, 2009). La selección de concha por parte de los cangrejos está influida por factores como la depredación, y presiones ambientales como la desecación y el oleaje. Los cangrejos ermitaños seleccionan la concha que les provee los mayores beneficios en ese momento, por ejemplo: protección a la depredación, amplio espacio interno para la puesta, apertura pequeña para impedir acceso a los depredadores, entre otros (Reese, 1969; Vance, 1972; Bertness, 1981c, d; García y Mantelatto, 2001).

Estimar el orden de la preferencia por conchas en los cangrejos nos permite conocer la importancia relativa de los diferentes atributos que estas tienen para las poblaciones de ermitaños (Borjesson y Szelistowski, 1989). Los beneficios y costos que los cangrejos ermitaños obtienen al ocupar cada tipo de concha hacen que sean selectivos en cuanto a la forma (dependiendo de la especie de gasterópodo perteneciente), el tamaño, el peso, entre otras características (Elwood y Glass, 1981). Una población de una especie de cangrejo ermitaño que prefiere determinadas especies de conchas con tamaño y peso específico probablemente les brinde beneficios o ventajas en muchas formas, como en términos de movilidad, defensa, reproducción y crecimiento.

En el campo, no siempre es posible reconocer la concha preferida por el cangrejo ermitaño y cierto porcentaje poblacional es encontrado en conchas inadecuadas a la talla del cangrejo, conchas rotas o inclusive ocupando agujeros de rocas o tubos de poliqueto. La utilización de conchas inadecuadas afecta de manera directa a las funciones vitales del cangrejo (Vance, 1972; Bertness, 1981c, Hazlett, 1972) como el crecimiento (Fotheringham, 1976; Osorno *et al.* 1998; Angel, 2000), reproducción (Childress, 1972; Vance, 1972; Fotheringham, 1976) y supervivencia (Hazzlet, 1981). Un cangrejo que ocupa una concha ajustada tiene mayor riesgo de ser depredado, ya que la concha no le ofrece una protección total y en las hembras reduce el potencial reproductivo, debido a que no obtienen el suficiente espacio para su puesta (Neil y Elwood, 1985). En contraste, una concha más grande y pesada restringe su movilidad, por lo tanto, interfiere con sus funciones vitales.

En el campo es muy difícil encontrar conchas vacías, por lo tanto, la competencia entre los cangrejos ermitaños puede ser de dos formas, indirecta o directa. La indirecta se desarrolla mediante la explotación del recurso disponible que en este caso es la concha vacía. Un molusco muerto libera señales químicas que un cangrejo puede detectar, lo que significa recurso de concha disponible. La explotación se mide mediante la rapidez que un cangrejo adquiere la concha vacía en cuanto ésta se encuentra disponible (Turra y Denadai, 2004; Dominiciano *et al.* 2012). La directa se desarrolla en combates (Hazlett, 1972) o algunos intercambios de concha llamadas negociaciones (Elwood y Glass, 1981). En un combate entre

cangrejos ermitaños, se describen una serie de conductas previas a un ataque directo, en las que muestran su tamaño físico y el tamaño de quelas. Las conductas previas (amenazas, despliegues, posturas) se desarrollan para una evaluación inicial de habilidades competitivas y tienen como objetivo intimidar a los oponentes antes de iniciar un ataque directo. Las conductas previas, por lo general, empiezan con despliegues del cangrejo dominante. Si el cangrejo defensor no cede, entonces el cangrejo dominante o atacante prosigue en la evaluación de la concha del contrincante, esta acción por lo general, causa que el cangrejo defensor se refugie dentro de su concha (Elwood *et al.* 2006). El cangrejo dominante coloca la apertura de su concha adyacente a la apertura de la concha del cangrejo adversario, posteriormente introduce quelas y sujeta la concha del adversario para después realizar una serie de golpes repetidos usando su propia concha contra la concha del cangrejo defensor. Los golpes continúan hasta que el cangrejo defensor desaloja su concha o el atacante se retira interrumpiendo la agresión (Briffa y Elwood, 2000). Los combates en su mayoría son asimétricos físicamente pero existen otros factores que determinan asimetrías e influyen en la ganancia del recurso, por ejemplo, la explotación por el recurso.

Las dos especies de cangrejos descritos previamente tienen una distribución a lo largo de la costa occidental del Océano Pacífico y se han observado en las costas de la Playa Troncones, Guerrero. Ambas especies se encuentran por lo general a unos cuantos metros de la línea de costa, por lo cual es posible considerar que pueda existir una competencia interespecífica por las conchas, considerando que es un recurso limitado en la zona. Dado lo anterior, se pretende averiguar si existe una ocupación, preferencia y secuencia de preferencia, similares entre las dos especies de ermitaños. Asimismo, este trabajo pretende estimar si existe una dominancia por parte de una de las especies de cangrejo, en términos de encuentros agonísticos o combate directo entre especies.

1.5. Antecedentes

En el Laboratorio de Ecofisiología Animal ya se ha trabajado anteriormente en la Playa Troncones con la especie *C. californiensis* en ocupación y preferencia, pero solamente con tallas más grandes a 2g. La información recopilada en este trabajo es completamente nueva, generando información de ocupación, preferencia y competencia con tallas pequeñas (desde 0.03g a 0.13g) para *C. californiensis*. Así mismo, se ha creado información nueva para la especie *C. albidigitus* acerca de la distribución, ocupación, preferencia y combate de la especie.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Conocer el tipo de interacción que existe entre dos especies de cangrejos ermitaños, que habitan en la zona intermareal rocoso de la Playa Troncones, Guerrero.

2.2. Objetivos particulares

1. Describir y comparar la ocupación de conchas de las dos especies dentro del rango de tallas que comparten.
2. Comparar el estado físico (grado de integridad) de las conchas, como evidencia para evaluar la especie que ocupe mejor calidad de recurso.
3. Conocer la talla preferida de las cinco especies de conchas (pre-clasificación en el momento de colectar), que ocupan con mayor frecuencia los cangrejos *C. californiensis* y *C. albidigitus*.
4. Identificar y comparar la preferencia y la ocupación de conchas de los cangrejos *C. californiensis* y *C. albidigitus*, como indicadores de la competencia por este recurso.
5. Comparar el Índice de Adecuación de la Concha (SAI), de las cinco especies de conchas más ocupadas por las dos especies de cangrejos ermitaños, como evidencia para evaluar el resultado de la posible competencia por este recurso.
6. Evaluar la dominancia de conductas agresivas de una de las dos especies de cangrejos ermitaños mediante combates, con el fin de explicarla ocupación de las conchas en el campo, a través de encuentros agonísticos.

3. HIPÓTESIS

Si las conchas de gasterópodos son un recurso limitado y las especies de cangrejos *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus* tienen solapamiento en su distribución y ocupan las mismas especies de conchas, entonces, se espera que exista una forma de competencia interespecífica por el recurso, en la que la especie dominante ocupará con mayor frecuencia:

a) las especies de conchas preferidas, b) conchas de talla más cercana a la preferida, c) conchas de mejor calidad (estado físico) y d) resultará dominante en encuentros agonísticos.

4. ÁREA DE ESTUDIO

El estado de Guerrero tiene una extensión de 63.794 km² y la costa abarca una longitud de 470 km aproximadamente. Playa Troncones se encuentra en el municipio de La Unión de Isidoro Montes de Oca, municipio que pertenece a la región de Costa Grande al oeste del estado de Guerrero (**Fig. 2**), se encuentra entre los paralelos 17° 47' 28.80" Norte, y los meridianos 101° 44' 37.80" Oeste. La Playa Troncones tiene un oleaje suave o protegida, se encuentran rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del cuaternario, tipo aluvial y/o litoral, de tonalidades grises oscuras. 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). De acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köpen (García, 1981), se define como cálida-subhúmeda, con lluvias en verano y con 5 a 10% de lluvia invernal. Durante la marea baja se forma un gran número de pozas y durante la marea alta el nivel del mar alcanza una altura mayor golpeando gran parte de la región rocosa. La Playa Troncones fue seleccionada para su estudio debido a que en la zona protegida del intermareal se identificó la distribución y solapamiento de las poblaciones de los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus*.



Figura 2. Ubicación del sitio de estudio en Playa Troncones en el municipio de La Unión de Isidoro Montes de Oca, estado de Guerrero, México. Entre los paralelos $17^{\circ} 47' 28.80''$ Norte, y los meridianos $101^{\circ} 44' 37.80''$ Oeste. Imagen tomada de Google Earth 7.1. Fotografía de la Playa de Troncones (inferior izquierda), cortesía del Laboratorio de Ecofisiología Animal.

5. FASES DEL ESTUDIO

El proceso de investigación se llevó a cabo en varias etapas: 1) Ocupación de conchas; 2) Preferencia de talla; 3) Secuencia de preferencias y 4) Combate (**Fig. 3**). Las primeras dos etapas se realizaron en el Laboratorio de Playa Troncones y las otras dos etapas se realizaron en el Laboratorio de Ecofisiología Animal, Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM.



Figura 3. Proceso de Investigación.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Colecta y mantenimiento de los organismos

La primera recolecta se realizó en el mes de septiembre del 2013 y la segunda en enero del 2015. Los organismos recolectados en septiembre del 2013 se utilizaron para el registro de datos de ocupación de conchas, preferencia de talla y secuencia de preferencia. Los organismos capturados en enero del 2015 se utilizaron para los experimentos de combate. La población de la especie *C. albidigitus* habita desde tres hasta aproximadamente diez metros hacia dentro del mar, mientras que la población de la especie *C. californiensis* habita aproximadamente desde cinco hasta veinte metros hacia dentro del mar. Los muestreos de los cangrejos ermitaños se realizaron durante la marea baja en las zonas donde cohabitan (desde cinco hasta diez metros hacia dentro del mar). Los organismos recolectados se colocaron en frascos individuales de 30ml para evitar que intercambiaran concha durante el transporte al laboratorio de campo.

En el laboratorio de campo, los cangrejos colectados se mantuvieron en los mismos frascos individuales. Los frascos fueron sumergidos en un acuario principal de 35L a una temperatura de $30.5 \pm 1^\circ\text{C}$ con aireación de 7mg/L de oxígeno disuelto, 35‰ de salinidad y fotoperiodo natural. Se realizaron recambios de agua cada tercer día y cada 24h fueron alimentados con pellets: 1 pellet por cangrejo (New Life: Spectrum).

Los cangrejos fueron obligados a desocupar la concha calentando el ápice con una pistola de silicón (Kellog, 1976), generando calor interno que induce a los cangrejos a desocupar sus conchas. Los cangrejos desnudos fueron sexados y se pesaron con una balanza de plato (OHAUS con una variación de $\pm 0.01\text{g}$). Se obtuvieron las medidas morfométricas de longitud y anchura de quela izquierda y de cefalotórax con un vernier digital (mm). Las conchas fueron pesadas y se les midió el ancho y largo de la concha, y ancho y largo del opérculo (**Fig. 4**).

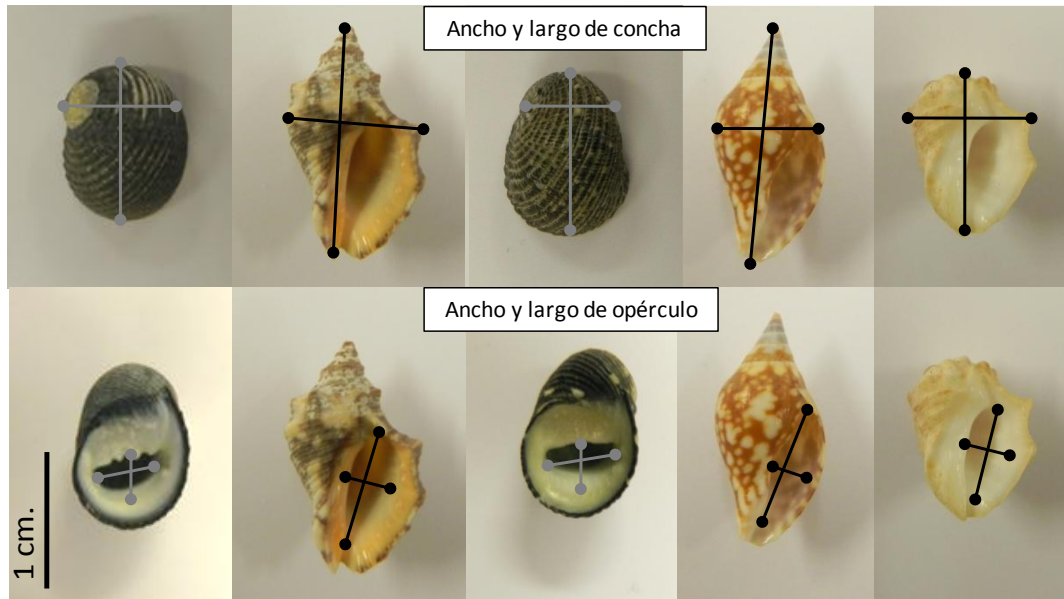


Figura 4. Medidas registradas para las cinco especies de conchas. Ancho y largo de concha. Ancho y largo de opérculo. Fotografía tomada por Emilia F. Guerrero Montes de Oca.

Para el transporte desde el Laboratorio de campo al Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias, los cangrejos desnudos se colocaron en frascos individuales que posteriormente fueron colocados en una hielera de 30L durante el viaje, los frascos se mantuvieron sumergidos en agua de mar y con aireación constante. En el laboratorio de la facultad los frascos se colocaron en un tanque de 43L utilizando agua de mar artificial (preparada con sal de Instant Ocean), se mantuvo a una temperatura de 26°C con ayuda de un termostato y se cuidó que la salinidad se mantuviera alrededor de 35‰. El tanque se mantuvo en condiciones constantes de aireación y un fotoperiodo controlado de 12 horas de luz y 12 horas de obscuridad. El periodo de aclimatación para los cangrejos fue de 9 días. Durante su estancia en el laboratorio, los cangrejos se alimentaron cada tercer día con pellets: un pellet por cangrejo (New Life: Spectrum).

6.2. Ocupación de conchas

En esta etapa se analizó descriptivamente la ocupación de conchas de los cangrejos ermitaños *C. californiensis* y *C. albidigitus*. Se trabajó con 141 cangrejos de la especie *C. californiensis* y 183 *C. albidigitus*. En el estudio se consideraron exclusivamente los cangrejos machos que pesaran de 0.03g a 0.13g. El peso fue determinado debido a que ambas especies de cangrejos coincidieron con esta talla

en el muestreo de la zona de solapamiento.

La frecuencia de ocupación se registró y analizó. Las conchas rotas se identificaron como aquellas con perforaciones y/o la ausencia de una parte de su superficie. Las conchas intactas se identificaron como conchas sin perforaciones, completas y sin epibiontes pegados a ellas. Las especies de conchas se identificaron de acuerdo a Morris (1969), Keen (1971), Abbott (1996) y Skoglund (2001).

Se calculó el porcentaje de ocupación para las cinco especies de conchas intactas, así como para las conchas rotas. La frecuencia de ocupación fue establecida con el porcentaje de las cinco especies más ocupadas por los ermitaños en el campo, considerando a su vez las conchas rotas. Se realizó una prueba de X^2 para probar diferencias estadísticas en la frecuencia porcentual de ocupación. El análisis se realizó con el programa SPSS Statistics 20 para Windows 7.

6.3. Preferencia de talla

Con el fin de estimar la preferencia de talla de cinco especies de conchas ocupadas por las dos especies de ermitaños, se siguió el mismo procedimiento en cuanto al mantenimiento y la obtención de medidas morfométricas. En este experimento se utilizaron exclusivamente machos para evitar un sesgo en el comportamiento de las hembras durante las temporadas de reproducción (Neil y Elwood, 1985).

La preferencia de talla de concha se estimó para las cinco especies de concha más ocupadas por ambas especies de cangrejos: *Columbella fuscata* Sowerby, 1832; *Nerita scabricosta* Lamarck, 1822; *Nerita funiculata* Menke, 1851; *Mancinella triangularis* Blainville, 1832; y *Stramonita biserialis* Blainville, 1832 (**Fig. 5**). En un tanque experimental (23 X 34 X 10cm; 7.8L) se colocaron 150 conchas de la misma especie pero con diferentes tallas. Posteriormente fueron colocados dentro del tanque 14 cangrejos desnudos de la especie *C. californiensis*. En total, para *C. californiensis* se colocaron 14 cangrejos en cada uno de los cinco tanques experimentales (cada tanque contenía una especie distinta de concha). El mismo procedimiento se repitió para los cangrejos de la especie *C. albidigitus*. Los cangrejos permanecieron seleccionando en los tanques durante 24h, el tiempo de

selección fue establecido de acuerdo a Borjesson y Szelistowski (1989). Los animales se retiraron del tanque y se sacaron de la concha de talla seleccionada como se describió anteriormente. Los cangrejos y las conchas se midieron y pesaron de acuerdo al procedimiento descrito en líneas anteriores.

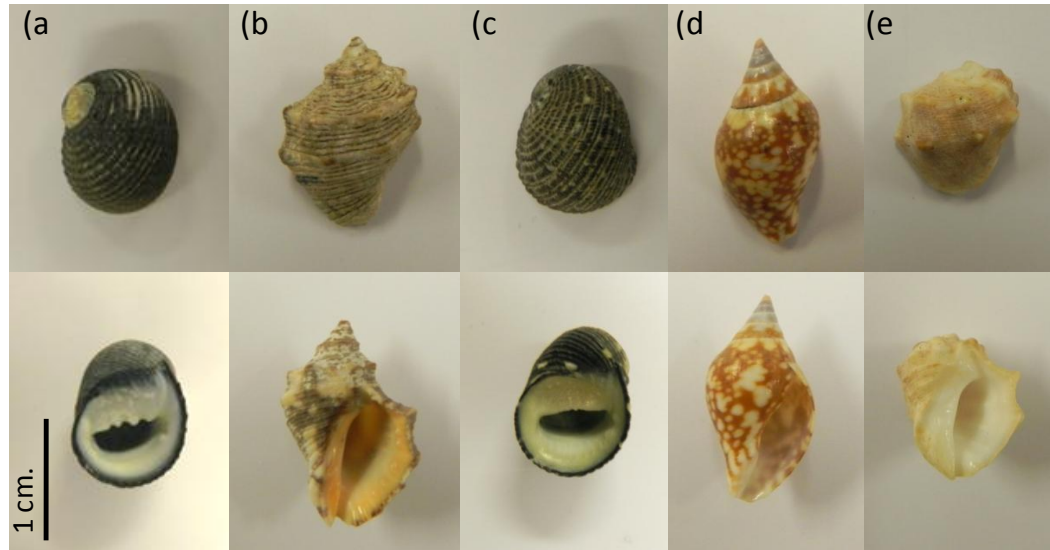


Figura 5. Cinco especies de concha de gasterópodo más ocupados por *C. californiensis* y *C. albidigitus*. Vista dorsal y ventral de a) *Nerita Scabricosta*, b) *Stramonita biserialis*, c) *Nerita funiculata*, d) *Columbella fuscata* y e) *Mancinella triangularis*. Fotografías tomadas por Emilia F. Guerrero Montes de Oca.

Con la finalidad de encontrar una relación entre la talla preferida de concha y la talla del ermitaño se realizó un análisis de correlación de Pearson.

Se calculó el Índice de la Adecuación de la Concha (SAI por sus siglas en inglés: Shell Adequacy Index) descrito por Vance (1972), con la siguiente fórmula:

$$SAI = \frac{\text{peso de concha preferida}}{\text{peso de concha ocupada}}$$

donde:

SAI = 1 concha es óptima para el cangrejo

SAI > 1 entonces la concha que ocupa es más grande que lo conveniente

SAI < 1 entonces la concha que ocupa es más pequeña que lo conveniente

El Índice de Adecuación de la Concha es un indicador que permite conocer la razón entre el peso de la concha seleccionada, en un número ilimitado de conchas, contra el peso de la concha que ocupaba en el campo. De esa manera, el índice representa el ajuste de la concha que se ocupa en el campo, es decir, qué tan adecuada o correspondiente se encuentra la talla de una especie de concha de acuerdo a la talla del cangrejo.

El ajuste de la concha se comparó para las dos especies de cangrejos y para las especies de conchas, verificando las similitudes y las discrepancias con pruebas de ANOVA de dos vías. En particular, se comparó el ajuste de concha con cada una de las cinco especies de conchas. El ajuste de cada especie de concha que obtuvo *C. californiensis* y que obtuvo *C. albidigitus* fue comparado mediante una prueba post hoc de t-student. El análisis se realizó con el programa SPSS Statistics 20 para Windows 7.

6.4. Secuencia de preferencia de conchas

La preferencia en cuanto a la especie de concha, se estimó para ambos ermitaños. Se utilizaron 13 cangrejos machos de la especie *C. californiensis* con talla entre 0.03g a 0.10g y 12 cangrejos de la especie *C. albidigitus* entre 0.03g a 0.11g. La secuencia de preferencia por las cinco especies de conchas se evaluó siguiendo el procedimiento de Arce y Alcaraz (2012), que establece la secuencia como una sucesión de mayor a menor preferencia. Se basa en el supuesto de que la especie de concha que el cangrejo selecciona primero es la especie de concha que prefiere en primer lugar, la segunda concha que elige el ermitaño se determina como el segundo lugar en preferencia y así sucesivamente hasta determinar el quinto lugar.

En el procedimiento general, los cangrejos se colocaron individualmente en arenas experimentales circulares de 183 cm². A cada cangrejo se le colocaron tres tamaños distintos de las cinco especies consideradas para este estudio. Es decir, las tres conchas de la misma especie eran de talla distinta (una concha de talla adecuada a la talla del cangrejo, una concha 5% más pequeña que la adecuada y una concha 5% más grande que la adecuada). Por lo tanto en el inicio del experimento, cada ermitaño tenía a escoger quince conchas en total.

Las arenas experimentales se colocaron en un tanque principal con las condiciones ambientales antes mencionadas (agua de mar artificial, temperatura, salinidad y aireación). Cada arena experimental se cubrió con malla para evitar que los cangrejos escaparan y permitir intercambio de agua con el tanque principal durante el experimento.

El primer día del experimento, 25 cangrejos fueron colocados en igual número de arenas experimentales individuales: 13 individuos de la especie *C. californiensis* y 12 individuos de *C. albidigitus*. Después de 24h, se registró la especie de concha seleccionada por cada cangrejo. Las dos conchas restantes de la especie elegida por el cangrejo se retiraron. Una pinza (0.43g) fue colocada en la concha seleccionada/ocupada para aumentar el peso de su concha y obligar al cangrejo a abandonar la concha que estaba ocupando y buscar una segunda opción de especie.

El segundo día se repitió el procedimiento. La especie de concha seleccionada por cada ermitaño fue registrada, se colocó una pinza en ésta y se retiraron las dos conchas de la especie elegida. Esta especie de concha se consideró como la segunda opción en cuanto a la preferencia. El procedimiento se repitió sucesivamente cada 24h hasta terminar con todas las opciones de conchas disponibles. Este procedimiento estableció una secuencia en la preferencia de conchas. Para representar la secuencia esquemáticamente, se realizó con cada especie de ermitaño una figura en la que se observa la secuencia ordenada que el ermitaño estableció con las especies de conchas. La representación de cada individuo se realizó con marcas en forma de puntos, de esa forma se observa con mayor claridad la secuencia de preferencia.

Para establecer la secuencia por puntaje, como una estimación alternativa, a cada marca de la secuencia se le asignó un valor, de tal manera que si las marcas se encontraban en primer lugar, se le asignaban cinco puntos; en segundo lugar 4 puntos y así sucesivamente hasta el quinto lugar asignándole 1 punto. Al sumar los puntos para cada especie de concha se puede establecer una secuencia de la preferencia por puntaje.

La consistencia (repetitividad) en la secuencia de preferencia de cada especie de cangrejo ermitaño: *C. californiensis* y *C. albidigitus*, se estimó a través de la prueba de coeficiente de correlación parcial por rangos de Kendall. Los coeficientes obtenidos, uno para cada especie, fueron comparados entre sí. El análisis se realizó con el programa SPSS Statistics 20 para Windows 7.

6.5. Combate

Los cangrejos ermitaños ocupados para esta fase experimental se capturaron en el mes de enero del 2015. Se colectaron a mano seleccionando los animales de acuerdo a su talla, de manera que los cangrejos de las dos especies fueran de talla similar y se encontraran en zonas de interacción. Los animales se transportaron al Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias en contenedores plásticos con agua de mar y aireación constante. Ya en el laboratorio, se colocaron en tanques separados, se midieron y se mantuvieron en la forma ya descrita.

Para el experimento se formaron veinte parejas, cada una integrada por un cangrejo de cada especie: *C. californiensis* y *C. albidigitus*. Las parejas se establecieron bajo criterios morfométricos, concordando en peso y longitud de cefalotórax. Se estableció como criterio que los integrantes de cada pareja no se diferenciaron en más de 5% en su peso y longitud.

A cada cangrejo en la pareja se le asignó una concha. En estos experimentos de combate se utilizó la especie de concha de mayor preferencia para ambas especies de cangrejos, la cual, se estableció de acuerdo con los análisis estadísticos del experimento anterior. La especie utilizada en este estudio fue *Nerita funiculata*. A través de la concha establecida se le asignó un rol de combate a cada cangrejo, a uno se le asignó el rol de defensor y a otro el rol de atacante. Al cangrejo defensor se le asignó la concha adecuada (preferida) de acuerdo a sus medidas de peso y longitud. Al atacante, se le asignó una concha 50% más pequeña con relación a sus medidas morfométricas para incentivar la obtención de concha del cangrejo contrario.

Los experimentos se realizaron en un cuarto aislado para no afectar las conductas

de los cangrejos mediante estímulos auditivos externos. Se instaló un tanque de 25L con agua de mar (preparada con sal Instant Ocean) con una salinidad de 35‰ y temperatura de 25°C. El tanque experimental se forró con cartulina negra para controlar la luz incidente del tanque y además, evitar inducir conductas a los cangrejos por estímulos que provinieran fuera del tanque. Los cangrejos se colocaron en un área experimental circular de 183cm² y se colocó un sustrato de 2cm de arena.

La pareja de ermitaños se colocó en el área experimental diez minutos antes de iniciar los experimentos para que se aclimataran a las condiciones ambientales del tanque experimental. Los cangrejos se separaron por una barrera física para evitar interacción previa al combate. Después de los diez minutos de aclimatación se retiró la barrera de separación y se empezó a observar y registrar la interacción de combate entre los cangrejos. Los cangrejos se filmaron durante una hora.

6.5.1. Descripción de las conductas

Las conductas registradas durante el combate se establecieron de acuerdo con las descritas por Elwood y Glass (1981), así como a partir de observaciones específicas que realizamos en nuestro laboratorio (experimentos preliminares). Las conductas establecidas para el experimento son conductas que se denominaron como “agresivas” generando dominancia con la repetición de éstas.

Las conductas registradas fueron las siguientes:

- 1) Acercamiento:** Cuando un cangrejo se aproxima al otro a menos de un cuerpo de distancia (de cangrejo) con el cangrejo rival. No se tomará en cuenta la aproximación si alguno de los cangrejos camina retrocediendo hacia el otro.

- 2) Inspección de concha (exploración de concha):** Cuando un cangrejo inspecciona la concha del cangrejo oponente palpándola, ya sea usando antenas, periópodos o quelas o si el cangrejo se sube encima de la concha del cangrejo contrario.

- 3) **Inspección de apertura (exploración de apertura):** Cuando el cangrejo inspecciona la apertura de la concha, introduciendo antenas, quelas y/o periópodos a la apertura del cangrejo oponente.

- 4) **Inserción de quelas en posición apertura/apertura:** Cuando uno de los cangrejos sostiene la apertura de la concha oponente dejando que ambas aperturas queden adyacentes.

- 5) **Golpes:** Cuando el cangrejo atacante sujeta la concha del cangrejo oponente y realiza impactos con su concha hacia la concha contraria.

Los combates se filmaron con una videocámara digital (Sony modelo: HDR-PJ50/XR160) que se colocó en un tripié con el fin de obtener una vista aérea y observar de manera detallada las conductas realizadas en el combate. Para no interferir de manera directa en la interacción de los cangrejos, la videocámara se conectó a una pantalla digital a medio metro del tanque experimental. La frecuencia de conductas realizadas fueron registradas viendo los videos y con los datos, se realizaron figuras de frecuencia de conductas para *C. californiensis* y *C. albidigitus*.

Las frecuencias de expresión de las conductas se analizaron juntando los roles del combate de la siguiente manera: Atacante/Atacante y Defensor/Defensor. Posteriormente, la actividad conductual que realizaron los cangrejos ermitaños se evaluó con pruebas de X^2 .

7. RESULTADOS

7.1. Ocupación de conchas

Las cinco especies principales de conchas de gasterópodos ocupadas por *C. californiensis* y *C. albidigitus* se observaron de la siguiente manera (**Tabla 1**):

La frecuencia porcentual en la ocupación de *C. californiensis* resultó ser diferente entre las cinco especies de conchas y las conchas rotas ($X^2=34.69$; $p=0.001$). *Calcinus californiensis* ocupó con mayor frecuencia la concha de la especie *N. funiculata* (28.4%) seguida de *M. triangularis* (24.8%), *N. scabricosta* (12.8%), *C. fuscata* (9.9%) y *S. biserialis* (5.7%); las conchas rotas están en el último lugar en la frecuencia de ocupación con un porcentaje de 4.3%.

La frecuencia porcentual que ocupó *Clibanarius albidigitus* también resultó ser diferente en las cinco especies de conchas y en las conchas rotas (4.4%; $X^2=26.70$; $p<0.001$). *Clibanarius albidigitus* ocupó con mayor frecuencia la concha de la especie *N. funiculata* (33.3%), en segundo orden ocupó *C. fuscata* (21.3%), posteriormente *N. scabricosta* (16.4%) y *M. triangularis* (7.1%). En quinto y sexto orden se encontraba la especie *S. biserialis* y las conchas rotas con el mismo porcentaje de ocupación

Tabla 1. Frecuencia de ocupación de conchas de las cinco especies de conchas más ocupadas y la frecuencia de conchas rotas ocupadas por *C. californiensis* y *C. albidigitus* en Playa Troncones.

Orden de Ocupación	<i>C. californiensis</i>			<i>C. albidigitus</i>		
	Especie de concha	Conchas ocupadas (#)	Frecuencia de ocupación (%)	Especie de concha	Conchas ocupadas (#)	Frecuencia de ocupación (%)
1º	<i>Nerita funiculata</i>	40	28.4	<i>Nerita funiculata</i>	61	33.3
2º	<i>Mancinella triangularis</i>	35	24.8	<i>Columbella fuscata</i>	39	21.3
3º	<i>Nerita scabricosta</i>	18	12.8	<i>Nerita scabricosta</i>	30	16.4
4º	<i>Columbella fuscata</i>	14	9.9	<i>Mancinella triangularis</i>	13	7.1
5º	<i>Stramonita biserialis</i>	8	5.7	<i>Stramonita biserialis</i>	8	4.4
6º	Rota	6	4.3	Rota	8	4.4
	Otras conchas	20	14.2	Otras conchas	24	13.1
	Total	141	100	Total	183	100

Las dos especies de cangrejos en términos generales ocupan conchas con diferente frecuencia ($X^2=15.14$; $p=0.010$). La frecuencia de ocupación de *C. fuscata* y *M. triangularis* en particular es distinta (**Fig. 6**), *C. fuscata* ($X^2=3.90$; $p=0.04$) tiene mayor frecuencia de ocupación por *C. albidigitus* mientras que *M. triangularis* ($X^2=10.12$; $p<0.001$) es ocupada con mayor frecuencia por *C. californiensis*. Las especies de *N. funiculata* ($X^2=0.41$; $p=0.52$), *N. scabricosta* ($X^2=0.31$; $p=0.58$), *S. biserialis* ($X^2=0.40$; $p=0.53$) y conchas rotas ($X^2=0.0$; $p=1$) tienen una frecuencia de ocupación similar entre *Calcinus* y *Clibanarius*. La especie *N. funiculata* es la concha de mayor ocupación por las dos especies, seguida de *M. triangularis* sólo para el cangrejo *C. californiensis* y *C. fuscata* en segundo orden para el cangrejo *C. albidigitus*.

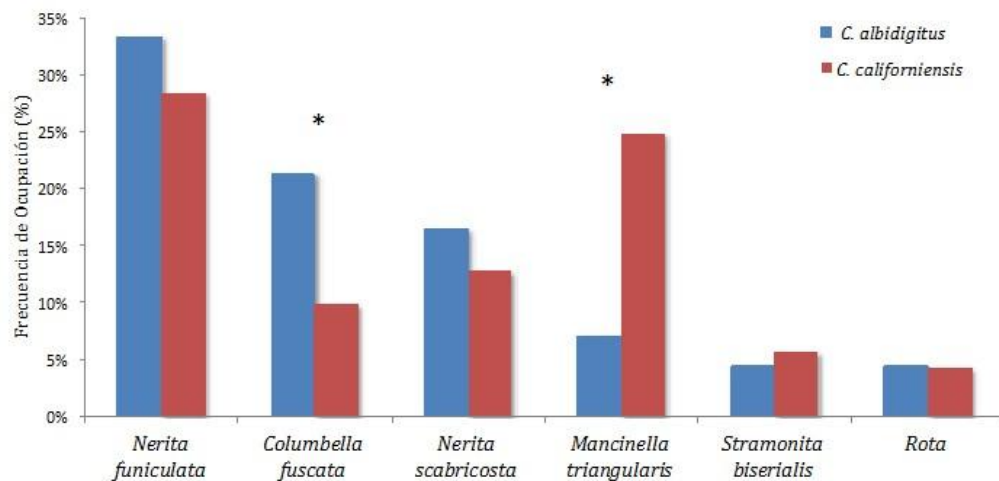


Figura 6. Frecuencia de ocupación de las cinco especies de conchas de gasterópodos más usadas en el campo por *C. californiensis* y *C. albidigitus*. Se incluyen conchas rotas de diferentes especies. Las diferencias significativas en la ocupación de la especie de concha se indican con un asterisco (*).

7.2. Preferencia del tamaño de las conchas

Las dos especies de ermitaños y las especies de conchas reflejaron una relación positiva entre el peso y talla de cada una (**Fig. 7**). El coeficiente de determinación más bajo fue el de *Stramonita biserialis* en *C. californiensis*.

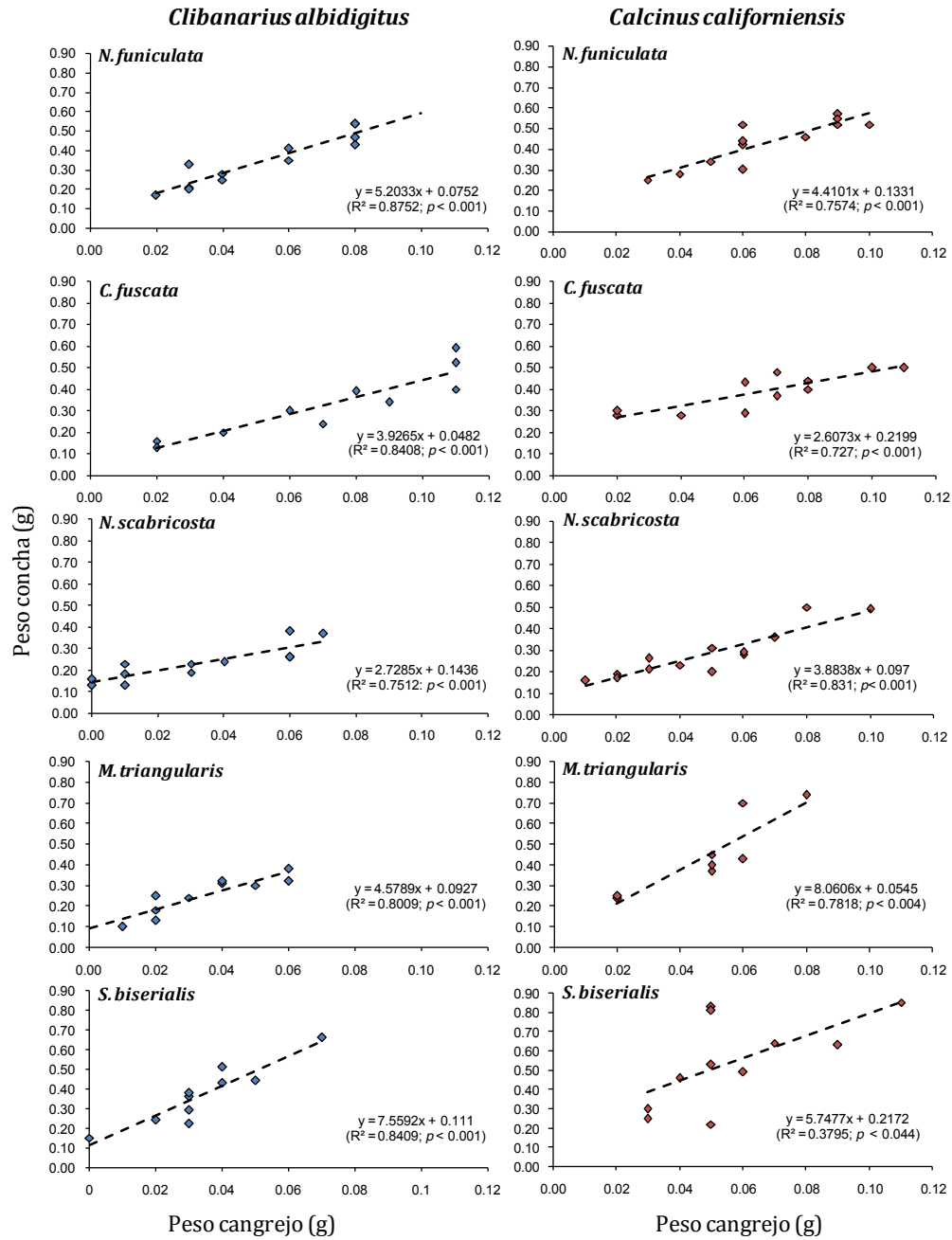


Figura 7. Regresiones lineales entre la talla del cangrejo (peso) y el peso de la concha. Se muestran resultados de las diferentes especies de conchas.

7.2.1. Índice de adecuación de la concha (SAI)

El ajuste de la concha respecto a la talla del cangrejo es diferente ($F_{(4, 234)} = 29.67$; $p < 0.001$). El cangrejo del género *Clibanarius* utilizó conchas de mejor ajuste o conchas de tamaño más adecuado de acuerdo con su preferencia (mejor SAI) en comparación con los cangrejos del género *Calcinus* ($F_{(1, 234)} = 6.88$; $p = 0.009$). En todos los casos *C. albidigitus* tuvo mejor ajuste que *C. californiensis* independientemente de la especie de concha ($F_{(4, 234)} = 1.19$; $p = 0.32$). En la **Fig. 8** se observa que las especies de concha *N. funiculata*, *C. fuscata* y *S. biserialis* no resultaron particularmente distintas en el SAI entre las dos especies de cangrejos ermitaños (**fig. 8**; $p > 0.05$). La especie *N. scabricosta* ($t = 2.610$; $p = 0.01$) y *M. triangularis* ($t = 3.298$; $p < 0.01$) fueron distintas entre las dos especies de cangrejos ermitaños.

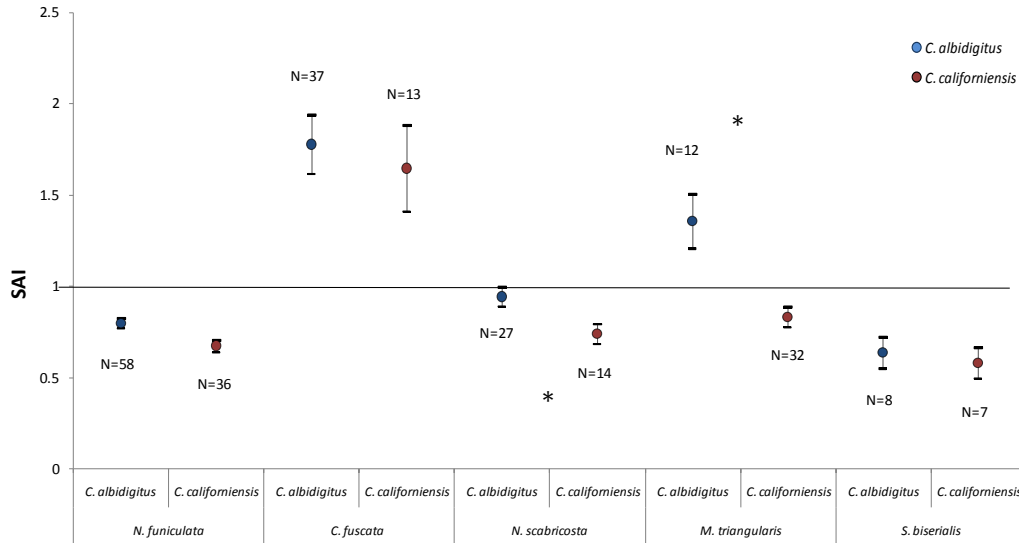


Figura 8. Índice de adecuación (SAI) de las diferentes especies de concha ocupadas con mayor frecuencia por *C. albidigitus* y *C. californiensis*. El valor de 1 muestra la talla de concha preferida de acuerdo a las regresiones de preferencia de talla. Los valores mayores a 1 indican que los ermitaños ocupan en el campo una especie de concha holgada (más pesada que la preferida). Los valores menores a 1 indican la ocupación de una especie de concha ajustada (más ligera o más pequeña que la talla de concha preferida). Se presentan el tamaño de muestra (N), los valores promedio y los errores estándar asociados.

7.3. Secuencia de preferencia de conchas

La secuencia de preferencia que resultó mediante la prueba de coeficiente de correlación parcial por rangos de Kendall, indica que *C. albidigitus* tiene una consistente preferencia en las cinco especies de conchas (**fig. 9**; $W_{(4, 12)} = 0.576$). La

secuencia de preferencia de conchas de *C. californiensis* no es consistente de acuerdo a la prueba estadística ($W_{(4,13)} = 0.228$).

La secuencia de preferencia en *C. albidigitus* y *C. californiensis* se representó de la siguiente manera:

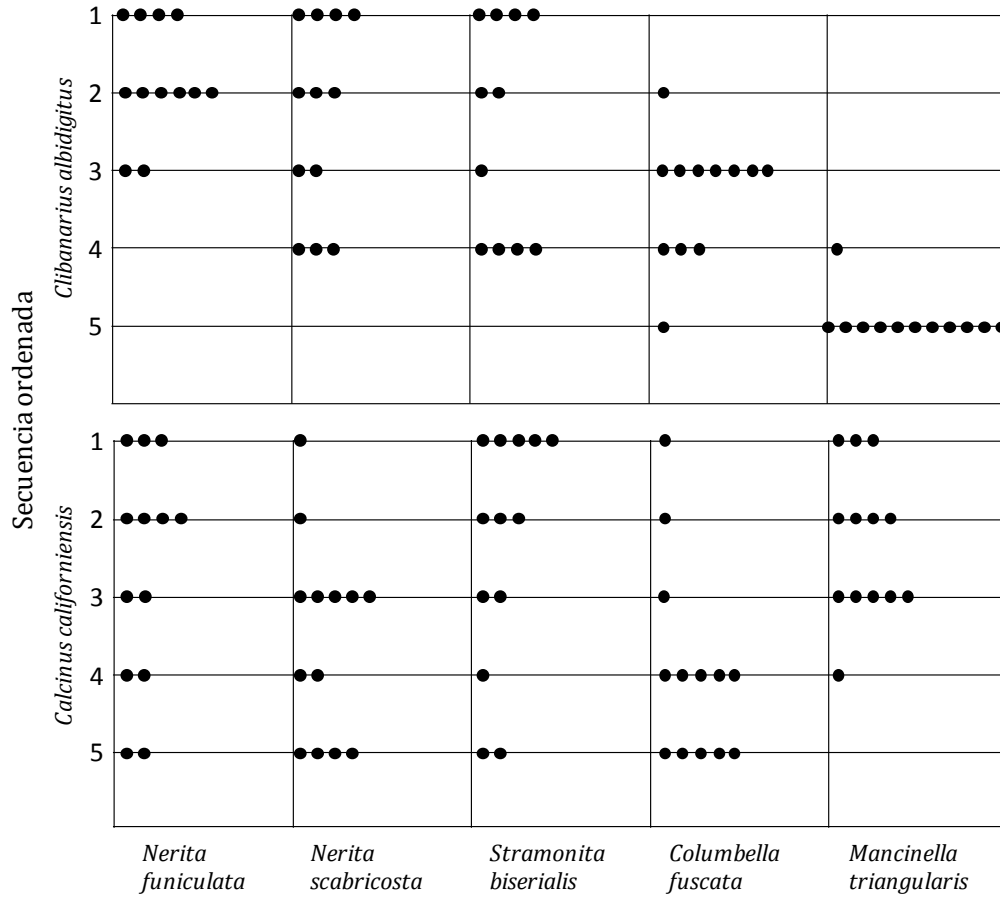


Figura 9. Representación esquemática de la secuencia de preferencia en *C. albidigitus* y *C. californiensis*. Cada marca representa un individuo. Se observa la secuencia ordenada por los números de la izquierda.

La secuencia de preferencia estimada a partir de la asignación de puntaje mostró que la preferencia de *C. albidigitus* y *C. californiensis* es la siguiente (de mayor a menor preferencia):

	1º	2º	3º	4º	5º
<i>C. albidigitus</i>	<i>N. funiculata</i>	<i>N. scabricosta</i>	<i>S. biserialis</i>	<i>C. fuscata</i>	<i>M. triangularis</i>
<i>C. californiensis</i>	<i>M. triangularis</i>	<i>S. biserialis</i>	<i>N. funiculata</i>	<i>N. scabricosta</i>	<i>C. fuscata</i>

7.4. Combate

a) Ambas especies de ermitaños con rol de atacante:

La especie de cangrejo *C. californiensis* expresó la conducta de acercamiento con mayor frecuencia ($X^2=29.32$; $p<0.01$). En cambio, el ermitaño *C. albidigitus* expresó con mayor frecuencia la conducta de inserción de quelas ($X^2=15.45$; $p=0.05$). En cuanto a las demás conductas de agresión como inspección de concha, inspección de apertura y golpes fue similar en ambas especies de cangrejos ermitaños (**Fig. 10 A**; $p>0.05$).

b) Ambas especies de ermitaños con rol de defensor:

En las conductas el cangrejo *C. californiensis* expresó con mayor frecuencia la conducta de acercamiento ($X^2=30.04$; $p<0.001$). El cangrejo *C. albidigitus* expresó con mayor frecuencia la conducta de inserción de quelas ($X^2=25.67$; $p<0.01$) y la conducta de golpes ($X^2=22.01$; $p<0.01$). En cuanto a las demás conductas de agresión como inspección de concha e inspección de apertura fue similar en ambas especies de cangrejos ermitaños (**Fig. 10 B**; $p>0.05$).

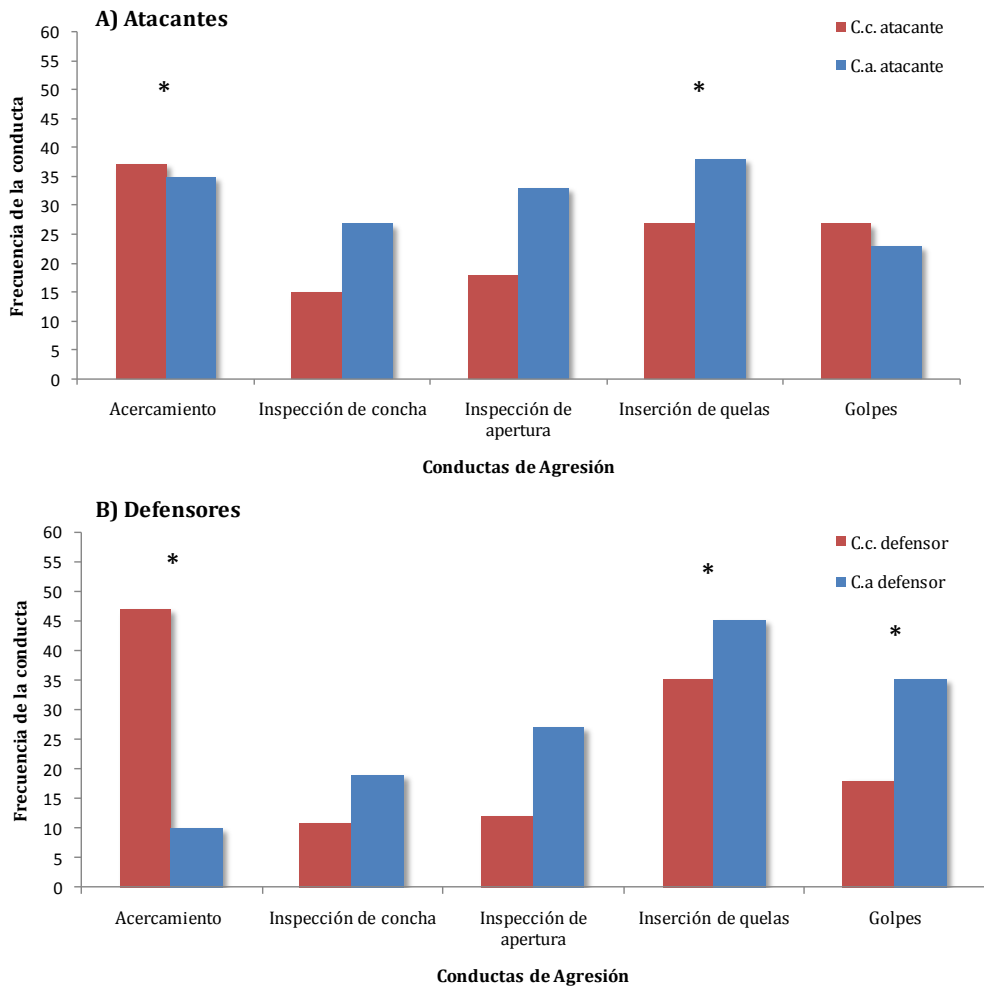


Figura 10. Frecuencias de expresión de conductas ejecutadas durante el combate por las dos especies de cangrejos ermitaños. Se muestra la frecuencia de expresión de **A)** *Calcinus californiensis* (*C. c.*) y *Clibanarius albidigitus* (*C. a.*) con el rol de atacante **B)** *Calcinus californiensis* (*C. c.*) y *Clibanarius albidigitus* (*C. a.*) con el rol de defensor.

8. DISCUSIÓN:

8.1. Ocupación como indicador de competencia

Los ermitaños ocupan conchas de gasterópodos como un recurso indispensable, además, diversos autores señalan que las conchas vacías de gasterópodos en las zonas intermareales son un recurso limitado (Fotheringham, 1976; Kellogg, 1976; Bertness, 1981a). De igual manera, en muestreos de campo realizados por el grupo de trabajo del Laboratorio de Ecofisiología Animal nunca se ha observado o registrado conchas vacías en la zona intermareal de la Playa Troncones. Por lo tanto, la obtención de las conchas para los cangrejos ermitaños se vuelve exclusivamente mediante la extracción de la concha de un gasterópodo muerto (Tricarico y Gherardi, 2007), mediante combates (Hazlett, 1972) o mediante negociaciones (Elwood y Glass, 1981). El recurso indispensable y limitado de las conchas en las zonas intermareales permiten suponer, que además de la competencia intraespecífica por conchas frecuentemente descrita en la literatura, puede presentarse competencia por conchas entre especies simpátricas (Elwood y Glass, 1981; García y Mantelatto, 2001; Briffa y Elwood, 2001; Arce y Alcaraz, 2012). Sin embargo, debido a la gran diversidad de especies de gasterópodos en las zonas tropicales, es posible que la competencia por el recurso pueda verse disminuida, con base en diferencias específicas, en el uso del recurso y la preferencia del mismo. Es decir, las especies de ermitaños que habitan en zonas con una amplia diversidad de especies de gasterópodos, podrían preferir y ocupar diferentes especies de conchas en la misma zona. Esto podría resultar especialmente en la zona intermareal rocosa de Troncones (Guerrero), donde los ermitaños ocupan más de 18 especies diferentes de conchas (Arce y Alcaraz, 2011). Sin embargo, las conchas de cinco especies de gasterópodos que ocupan *C. californiensis* y *C. albidigitus* con mayor frecuencia son las mismas: *N. funiculata*, *M. triangularis*, *N. scabricosta*, *C. fuscata* y *S. biserialis*, lo que nos indica que existe una competencia relativamente importante por este recurso entre las dos especies de ermitaños.

8.2. Disminución de competencia por diferencias en la preferencia

La fuerza de la competencia por un mismo recurso, puede verse atenuada por su distribución diferencial del recurso con base a la preferencia del mismo. Por

ejemplo, la competencia por la disponibilidad de alimento, dentro de una zona en la que viven dos especies de cisnes, puede ser afectada por las diferencias de anatomía de cada especie de cisne (Engelhardt *et al.* 2014). Una especie de cisne con cuello largo es capaz de alcanzar alimento en el sedimento de un cuerpo de agua, en cambio la otra especie con cuello corto tiene que buscar otras fuentes de alimento, disminuyendo la competencia. En el caso de los cangrejos ermitaños, la preferencia por diferentes especies de conchas, puede atenuar la competencia por un recurso. Los resultados de este estudio apoyan de manera parcial, la disminución de la competencia por diferencias en la preferencia. Esto con base en que la secuencia en la preferencia por especies de conchas, difirió entre las dos especies de ermitaños. Mientras que *M. triangularis* es la concha preferida de *C. californiensis*, esta especie de concha es la quinta en preferencia para *C. albidigitus*. Otra diferencia en la preferencia aunque más sutil se observa en *N. scabricosta*, la cual ocupa el segundo lugar para *C. albidigitus* y el cuarto sitio para *C. californiensis*. De esta manera, es probable que estas diferencias en la preferencia por conchas pudiera disminuir la competencia por este recurso entre las dos especies simpátricas de ermitaños. Sin embargo, un aspecto importante a señalar, basado en la preferencia y ocupación de conchas en el campo, es que la competencia más intensa entre las dos especies de cangrejos podría darse por la especie de concha *N. funiculata*, especie de gasterópodo abundante y representativa en Playa Troncones, Gro. (Arce y Alcaraz, 2011), dado que es la especie más ocupada y con mejor posición en la secuencia de preferencia.

8.3. Resultado de la competencia (quién resulta ganador)

1) Ocupación y “preferencia”

La ocupación de conchas en el campo (uso del recurso) permite además de indicar si los ermitaños de las dos especies compiten entre sí, establecer el posible ganador de la interacción competitiva. En general se esperaría que la especie mejor competidora adquiriera mayor cantidad de recursos o bien aquellos de mejor calidad (Abrams, 1981, 1982; Bertness, 1981b).

La comparación del uso de conchas de diferente calidad absoluta (conchas rotas o dañadas) o calidad relativa (ajuste de la concha al cangrejo), por las

dos especies de cangrejos puede ser usada para establecer sesgos en el resultado de la competencia entre las dos especies (Abrams, 1981).

a) Conchas rotas

Una de las hipótesis específicas de este estudio predice que la especie de cangrejos ermitaños, “mejor competidora”, será aquella que ocupe con menor frecuencia conchas rotas. Esto debido a que las conchas rotas generan desventajas en los cangrejos ermitaños, por ejemplo: dificultan la locomoción, generan vulnerabilidad ante encuentros agonísticos, alteran su tasa metabólica e incrementan la depredación facilitando la fractura y extracción de los ermitaños (Pechenik *et al.* 2001; Briffa y Bibost, 2009; Alcaraz y Kruesi, 2012). En este estudio, ambas especies de ermitaños ocuparon con similar frecuencia conchas rotas (ver **Tabla 1**), por lo que es imposible especular a partir de su ocupación las habilidades competitivas de ambas especies de ermitaños.

b) SAI

Otra de las hipótesis específicas del estudio predice que la especie de ermitaños mejor competidora será aquella que ocupe conchas con mejor ajuste respecto al cangrejo; es decir, con un SAI (Shell Adequacy Index) cercano a 1. El SAI representa el ajuste de la concha que ocupa una especie de cangrejo en el campo (Vance, 1972), donde un SAI =1 representa la concha óptima para el cangrejo, el SAI >1 indica una concha más grande de lo correspondiente y un SAI <1 indica una concha más pequeña de lo correspondiente. Las conchas relativamente ajustadas o de menor talla respecto a la preferida por el ermitaño disminuyen la tasa de crecimiento, el tamaño de la puesta en las hembras (Neil y Elwood, 1985) e incrementan los riesgos de depredación (Arce y Alcaraz 2013). Mientras que las conchas holgadas incrementan los costos de locomoción de los ermitaños (Herreid y Full, 1986). Es por esto que se esperaría que la especie de ermitaño que ocupe conchas con SAI más cercano a 1 podrían asumirse como el poseedor del mejor recurso y por lo tanto mejor competidor (García y Mantelatto, 2001). En este estudio, *C. albidigitus* tendió a ocupar conchas de mejor ajuste

respecto a la talla preferida (SAI más cercano a 1) por lo que los resultados lo señalan como probable mejor competidor.

2) Combates

La competencia por recursos es un proceso secuencial que algunos autores delimitan como competencia por interferencia o competencia directa (Begon *et al.* 2006). La competencia por interferencia se describe como una interacción directa que usualmente deriva a conductas de agresividad o conductas agonísticas. Es decir, se genera cuando un organismo tiene enfrentamientos directos con un organismo contrincante para obtener algún recurso limitado, ya sea comida, refugio, territorio, pareja, etc. (Drickamer *et al.* 1996). Por ejemplo, en la observación de Irenaus Eirl-Eibesfeldt (Cap. 29: El comportamiento agresivo de los Animales; Eisner y Wilson, 1978) registró el comportamiento agresivo entre iguanas marinas (*Amblyrhynchus cristatus*) en las Islas Galápagos. Las iguanas, a través de combates, obtienen un pequeño territorio en la que vive con varias hembras, los mejores competidores ganan los encuentros siendo los poseedores del mejor territorio y de más hembras.

Debido a la disponibilidad limitada de conchas de gasterópodos en muchos ambientes, incluyendo el intermareal rocoso de Troncones (Arce y Alcaraz 2011), los cangrejos ermitaños obtienen nuevas conchas a través de encuentros agonísticos (combates) (Hazlett, 1972). Este estudio muestra que en los combates donde a *C. albidigitus* se le asignó rol de atacante (dándole concha relativamente pequeña) y a *C. californiensis* rol de defensor (concha de talla preferida), *C. albidigitus* mantuvo su rol de atacante desplegando con mayor frecuencia conductas agresivas. En particular, *C. albidigitus* realizó mayor número de inspecciones de concha y de apertura, y más inserciones de quelas (ver **Fig. 10 A**). En contraste, cuando a *C. californiensis* se le asignó rol de atacante y a *C. albidigitus* rol de defensor, *C. albidigitus* siendo el “defensor potencial” desplegó más conductas agresivas que *C. californiensis* en rol de “atacante potencial” (ver **Fig. 10 B**). En particular *C. albidigitus*, como defensor potencial, desplegó más inspecciones de concha y de apertura,

inserciones de quelas y más golpes que *C. californiensis* como atacante potencial. Por lo anterior, los resultados de los encuentros agonísticos indican que *C. albidigitus* es mejor competidor que *C. californiensis*.

Los resultados de este estudio indican que *C. californiensis* y *C. albidigitus* compiten por conchas en el intermareal rocoso de Troncones, dado que ambos ermitaños ocupan las mismas especies de conchas. Por otro lado, si bien algunas diferencias en la preferencia por distintas especies de conchas, podrían atenuar la intensidad de la competencia por este recurso entre *C. californiensis* y *C. albidigitus*, la competencia entre las dos especies de ermitaños parece ser considerable. En cuanto a la habilidad competitiva de ambas especies, el índice de adecuación de la concha (SAI) y los resultados de los encuentros agonísticos, indican que *C. albidigitus* es mejor competidor que *C. californiensis*. Estos resultados son opuestos a los resultados reportados por Bach *et al.* (1976), Bertness (1981b), Abrams (1981) y Turra y Denadai (2004), en estudios similares, sobre competencia interespecífica, entre dos especies simpátricas de estos géneros. En el estudio de Bertness (1981b) y Abrams (1981) analizan las dinámicas competitivas entre *Calcinus obscurus* y *Clibanarius albidigitus* y concluyen que *Calcinus obscurus* es mejor competidor. Los combates en este estudio indican que *C. albidigitus* es más dominante y mejor combatiente que *C. californiensis*, obteniendo los mejores recursos (conchas) en el intermareal rocoso de Troncones. Los resultados de este trabajo, al ser opuestos con trabajos anteriores, nos sugiere que podrían existir factores del ambiente o características de la especie (tolerancia a altas temperaturas, pH, salinidad, etc.) que podrían estar beneficiando a *C. albidigitus* volviéndolo más competitivo. Se recomienda realizar investigaciones más a fondo para determinar qué factores ambientales de la Playa Troncones y qué características particulares de la especie están determinando la dominancia de ésta especie actualmente.

9. CONCLUSIONES

- Se observó que las conchas de cinco especies de gasterópodos que ocupan con mayor frecuencia *C. californiensis* y *C. albidigitus* son las mismas: *N. funiculata*, *M. triangularis*, *N. scabricosta*, *C. fuscata* y *S. biserialis*. Además, la talla en cada una de las cinco especies de concha coincidió entre las dos especies de cangrejos.
- En general, ambas especies de cangrejos ermitaños tuvieron una baja frecuencia de ocupación en las conchas rotas.
- La ocupación de las cinco especies de gasterópodos en *C. albidigitus* y *C. californiensis* fue similar, sin embargo, existieron algunas diferencias en la preferencia por las especies de concha, pero que no evade la posibilidad de competencia.
- En este trabajo, el SAI indicó que *C. albidigitus* ocupó conchas con un ajuste más cercano a la talla preferida que *C. californiensis*.
- De acuerdo con los resultados en las pruebas de combate, *C. albidigitus* desplegó mayor número de conductas agresivas que *C. californiensis*, siendo éste una especie dominante en encuentros agonísticos.

El presente trabajo muestra que el tipo de interacción entre *C. albidigitus* y *C. californiensis* está influenciada por la competencia de un grupo de cinco especies de conchas de gasterópodo. Lo anterior sugiere, que en ambas especies, está operando un mecanismo de exclusión competitiva debido a que ambas especies de cangrejos demostraron tener mayor ocupación en las mismas cinco especies de conchas y, aunque la preferencia por las conchas difiera entre las especies de cangrejo, solamente disminuye la competencia del recurso pero no desaparece.

La especie *C. albidigitus* demostró ser dominante debido a que tiene una ocupación de conchas en el campo cercana a la talla preferida; su preferencia es consistente en las cinco especies de conchas y en el combate demostró ser la especie dominante ante *C. californiensis*. En resumen, *C. albidigitus* es la especie de cangrejo más competitiva teniendo uso de conchas de mejor calidad y siendo dominante en la zona intermareal de la Playa Troncones, donde cohabitan estas dos especies.

Desde una perspectiva de biología de la conservación, el presente trabajo ha recopilado información acerca de la distribución de dos especies de cangrejos ermitaños y las especies principales de gasterópodos que estos cangrejos ocupan, prefieren y combaten. Si esta investigación se toma como un modelo y alguna de estas características cambiara a corto plazo, ya sea en la distribución, en el grado de integridad de las conchas, la ocupación, la preferencia o en el combate, entonces es posible que funcione como indicador de algún cambio ambiental, ya sea de origen antropogénico o no. El presente trabajo tiene como finalidad aportar información para uso posterior en la conservación de estas especies acuáticas aportando como modelo e indicador para cambios ambientales en especies de cangrejos ermitaños con distribución simpátrica. Además, aporta información sobre la distribución de *C. albidigitus* en esta zona de México.

10. REFERENCIAS

- Abbott, R. T., 1996. A guide to field identification seashells of North America. New York, USA.
- Abrams, P., 1981. Shell fighting and competition between two hermit crab species in Panama. *Oecologia*, 51: 233-30.
- Abrams, P., 1982. Frequencies of interspecific shell exchanges between hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61: 99-109.
- Alcaraz, G. y K. Kruesi, 2009. Does shell occupancy in the field influence shell preference in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 42: 55-62.
- Alcaraz, G. y K. Kruesi, 2012. 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.
- Álvarez, F. y J. L. Villalobos, 1997. Decapoda. (433-438p.). *In*: González, S. E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.). 1ª ed. Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 647pp.
- 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 G. Alcaraz, 2011. Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, 75: 121-128.
- Arce, E. y G. Alcaraz, 2012. Shell preference in a hermit crab: comparison between paired shell choice trials and a multiple alternatives experiment. *Marine Biology*, 159:853-862.
- Arce, E. y G. Alcaraz, 2013. Plasticity of shell preference and its antipredatory advantages in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 91: 321-327.
- Asakura, A., 1995. Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab. *Ecology*, 76: 2295-2313.
- Bach, C., B. Hazlett y D. Rittschoff, 1976. Effects of interspecific competition on

- fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57:579-586.
- Ball, E. E. y J. Haig, 1974. Hermit crabs from the tropical eastern Pacific. I. Distribution, color and natural history of some common shallow-water species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 73: 95-104.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper, 2006. *Ecology: From individuals to Ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 58, 227-239pp.
- Bertness, M. D., 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48:1-16.
- Bertness, M. D., 1981a. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *The American Naturalist*, 118: 432-437.
- Bertness, M. D., 1981b. Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. *Ecology*, 52: 751-761.
- Bertness, M. D., 1981c. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40: 197-205.
- Bertness, M. D., 1981d. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology*, 62: 411-425.
- Biagi, R., A. L. Meireles, M. A. Scelzo y F. L. Mantelatto, 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.
- Blank, G. S. y M. H. Figler, 1996. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). *Journal of Crustacean Biology*, 16: 300-309.
- Borjesson, D. y W. Szelistowski, 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.
- Bowers, M. A. y J. H. Brown, 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology*, 63:391-400.
- Briffa, M. y A. Bibost, 2009. Effects of shell size on behavioral consistency and flexibility in hermit crabs. *Canadian Journal of Zoology*, 87: 597-603.

- Briffa, M. y R. W. Elwood, 2000. The power of shell rapping influences rates of eviction in hermit crabs. *Behavioral Ecology*, 11: 288-293.
- Briffa, M. y R. W. Elwood, 2001. Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, 62: 505-510.
- Childress, J., 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology*, 53: 960-964.
- Dominiciano, L. C. D., S. F. Buozi, B. S. Sant'Anna y A. Turra, 2012. Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and/or exploitation competition?. *Marine Biology Research*, 8: 662-669.
- Drickamer, L. C., S. H. Vessey y D. Meikle, 1996. *Animal Behaviour: Mechanism ecology and evolution*. 4th ed. Times Mirror Higher Education group. Inc. USA. 304-305 pp.
- Eisner, T. y E. O. Wilson, 1978. *Comportamiento Animal*. 1^a ed. H. Blume Ediciones, Rosario. Móstoles, Madrid. 333-341pp.
- Elwood, R. W. y C. W. Glass, 1981. Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab *Pagurus bernhardus*?. *Animal Behaviour*, 29: 1239-1244.
- Elwood, R. W., N. Marks y J. T. A. Dick, 1995. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology*, 123: 431-434.
- Elwood, R. W., R. Pothanikat y M. Briffa, 2006. Honest and dishonest displays, motivational state and subsequent decisions in hermit crab shell fights. *Animal Behaviour*, 72: 853-859.
- Engelhardt, K. A. M., J. A. Powell y M. E. Ritchie, 2014. Body size mediated coexistence in swans. *The Scientific World Journal*, Article ID 643694, 12 pages.
- Flores, P., R. Flores, S. García y A. Valdés, 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.

- Garcia, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 5ª ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246pp.
- Garcia, R. B. y F. L. M. Mantelatto, 2001. Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265:1-14.
- Hazlett, B. A., 1972. Shell fighting and sexual behaviour in the hermit crab genera *Paguristes* and *Calcinus*, with comments on *Pagurus*. *Bulletin of Marine Science*, 22: 806-823.
- Hazlett, B. A., 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 1-22.
- Hendrickx, M. E. y A. W. Harvey, 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical pacific. *Belgian Journal of Zoology*, 129: 363-389.
- Herreid, C. y R. Full, 1986. Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology*, 120: 297-308.
- Keen, M. A., 1971. Sea shells of tropical West America. Stanford, USA.
- Kellog, C., 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22: 101-111.
- Lively, C. M., 1988. A graphical model for shell-species selection by hermit crabs. *Ecology*, 69: 1233-1238.
- Mantelatto, F., R. Biagi, A. Meireles y M. Scelzo, 2007. Shell preference of the hermit crab *Pagurus exilis* from Brazil and Argentina: a comparative study. *Revista de Biología Tropical*, 55: 153-161.
- Markham, J., 1968. Notes on growth-patterns and shell utilization of the hermit crabs *Pagurus bernhardus*. *Ophelia*, 5: 189-205.
- Meireles, A., R. Biagi y F. Mantelatto, 2008. Influence of prior experience on shell selection by the white spot wrist hermit crab *Pagurus criniticornis* (Crustacea: Paguridae). *Hydrobiologia*, 605: 259-263.
- Mitchell, K., 1975. An analysis of shell occupation by two sympatric species of hermit crabs. *Biology Bulletin*, 149: 205-213.
- Morris, A. P., 1969. A field guide to Pacific Coast Shells. Houghton Mich., USA.

- McLaughlin, P. A., 2003. Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. *Memoirs of Museum Victoria*, 60: 111-144.
- Neil, S. J. y R. W. Elwood, 1985. Behavioral modifications during egg-brooding in the hermit crab *Pagurus bernhardus* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 94: 99-114.
- Osorno, J., L. Fernández y C. Rodríguez, 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.
- Pechenik, J., J. Hsieh, S. Owara, P. Wong, D. Marshall, S. Untersee y W. Li, 2001. Factors selecting for avoidance of drilled shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262: 75-89.
- Poupin, J. y J. M. Bouchard, 2006. The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28: 465-486.
- Reese, E., 1969. Behavioral adaptations of intertidal crabs. *American Zoologist*, 9: 343-355.
- Skoglund, C., 2001. Panamic Province Molluscan Literature. Additions and changes from 1971 through 2001. III Gastropoda. *The festivus* (Suplement).
- Smith, T. M. y R. L. Smith, 2006. *Ecología*. 6ª ed. Pearson Educación N, S. A., Madrid, España. 272- 275, 278, 287-294 pp.
- Snyder-Conn, E., 1980. Arthropoda Crustacea Paguroidea and Coenobitoidea (hermit crabs) (275-285 p.). *In*: Brusca, R. C. (ed.). *Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*. University of Arizona Press. 513 pp.
- Taylor, R., 1967. The anatomy and adequate stimulation of a chordotonal organ in the antennae of a hermit crab. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 20: 709-714.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. *Limnology and Oceanography*, 28: 1043-1045.
- Tricarico, E. y F. Gherardi, 2007. Resource assessment in hermit crabs: the worth of their own shell. *Behavioral Ecology*, 18: 615-620.
- Turra, A. y M. R. Denadai, 2004. Interference and exploitation components in

- interspecific competition between sympatric intertidal hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 310: 183-193.
- Valverde, V. T., J. A. Meave del Castillo, L. J. Carabias y C. S. Zenon, 2005. *Ecología y Medio Ambiente*. 1ª ed. Pearson Educación de México, S. A. de C. V. México. 5, 80-81pp.
- Vance, R., 1972. Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology*, 53: 1062-1074.
- Villalobos, H. J. L., R. J. C. Nates, D. B. A. Cantú, M. M. D. Valle, H. P. Flores, L. E. Fernández y V. P. Schmidtsdorf, 1989. *Listados faunísticos de México. I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México*. 1ª ed. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 114pp.
- Yoshino, K. y S. Goshima, 2001. Functional roles of gastropod shells in the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of shell size and species on fitness. *Benthos Research*, 56: 87-93.