



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Contribución del camarón *Alpheus armatus* (complejo
críptico) a una estrategia defensiva de *Bartholomea
annulata***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G O
P R E S E N T A:**

Antar Mijail Pérez Botello



**DIRECTOR DE TESIS:
Doctor Fernando Nuno Dias Marques Simões**

2016

Ciudad Univeritaria, CDMX



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado

Contribución del camarón *Alpheus armatus* (complejo críptico) a una estrategia defensiva de *Bartholomea amulata*

realizado por **Antar Mijail Pérez Botello** con número de cuenta **307142838** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio

Propietaria Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

Propietaria Dra. Rosaura Mayén Estrada

Propietario Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simões
Tutor

Suplente Dr. Enrique Avila Torres

Suplente Dra. María del Carmen Hernández Álvarez

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

CIUDAD UNIVERSITARIA, D. F., A 8 DE FEBRERO DE 2016

JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

Reconocimientos.



Agradecimientos.

A la UNAM, a la Facultad de Ciencias por ser la institución que me formo y ahora cristaliza en este trabajo, a la Unidad Académica Sisal, a todo el equipo de trabajo de PIECEMO, particularmente a mi tutor el Dr. Nuno Simões, por tomar el volado al momento de aceptarme para este proyecto, a la Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui, por siempre estar dispuesta a apoyarme en este proyecto, a la Dra. Natalia Soledad Calvo, por el apoyo en las recolectas, mantenimiento de organismos e intercambio de ideas, al Dr. Ricardo Gonzales Muñoz, por el apoyo a generar ideas y críticas a este proyecto, a la M. en C. Gemma Leticia Martínez Moreno, por todo su apoyo y entrega al mantenimiento de organismos vivos del Iglú, a la Bióloga Yasmin Dávila Jiménez, por su apoyo en las recolectas, guardias y críticas a este trabajo, al Biólogo Arturo Vargas por aportar su conocimiento y paciencia a los peces y acuarios y a todas las guardias de iglú por apoyar en mantener vivos a mis animales.

De igual manera a la Bióloga Sarai Jerónimo Aguilar, por formar parte de las correcciones de este escrito, apoyar con ideas y criticar el trabajo. Al DG. Daniel Alarcón Jiménez, por animarse a dar un *City Break* conmigo en Sisal, armar con ideas y maneras de resolver la parte gráfica de esta tesis. A mis papas Virginia y Miguel por el apoyo en mi estancia en Sisal, Hunucma, Yucatán. Por último, a mis hermanos Marcos, Miguel y Aldebarán por estar siempre presentes.

Listado de figuras.

Figura 1. Apariencia general, patrones de color y distribución geográfica <i>Alpheus armatus</i> y <i>Alpheus immaculatus</i> (Hurt et al. 2013).....	25
Figura 2. Primer plano de la quela mayor de <i>Alpheus sp.</i> (Versluis et al. 2000).	26
Figura 3. Señal de hidrófono del chasquido de <i>Alpheus heterochaelis</i> (Versluis et al. 2000).	27
Figura 4. Relaciones simbióticas de camarones presentes en <i>Bartholomea annulata</i> . Figura realizada con información de Silbiger y Childress (2008).	28
Figura 5. Mapa: zonas de recolecta.....	30
Figura 6. Alféidos recolectados. A) <i>Alpheus armatus</i> . B) <i>Alpheus immaculatus</i>	30
Figura 7. Sistema de mantenimiento de organismos,.....	30
Figura 8. Set de filmación.	31
Figura 9. Esquema del Set de filmación.....	31
Figura 10. Esquemas de refugios sólidas.....	32
Figura 11. Acuario de filmación.....	33
Figura 12. Esquema de la posible dinámica en la madriguera de <i>A. armatus</i> durante un día (24h).....	33
Figura 13. Esquema de los tratamientos realizados en laboratorio.....	34
Figura 14. Criterio para determinar éxito/fracaso defensivo en la conducta de la anémona.....	35
Figura 15. Proceso de contracción en <i>B. annulata</i>	36
Figura 16. Dinámica en la formación de la madriguera por la remoción de sedimento de <i>Alpheus armatus</i> o <i>Alpheus immaculatus</i>	37
Figura 17. Conductas de limpieza <i>Alpheus sp.</i>	41
Figura 18. Secuencia de estímulos por anémona (con camarón + arena). Éxito/Fracaso = 8/1, n=9.	42
Figura 19. Secuencia de estímulos por anémona (sin camarón + arena). Éxito/Fracaso = 2/6, n=8.	43
Figura 20. Secuencia de estímulos por anémona (vacío). Éxito/Fracaso = 10/0, n=10.	44
Figura 21. Remoción de sedimento por parte de <i>Alpheus sp.</i> , antes, durante y después de ser soterrada la refugio con sedimento.....	45
Figura 22. Mapas comparativos.	46

Listado de gráficas.

Gráfica 1. Frecuencia relativa de organismos observados.	47
Gráfica 2. Frecuencia relativa de posición que tienen <i>Bartholomea annulata</i> en el sustrato macizo calcáreo.....	48
Gráfica 3. Frecuencia de Éxito/Fracaso defensivo en los tres tratamientos.	48

Listado de tablas.

Tabla 1. Resumen de especies de camarón que presentan alguna interacción en el Atlántico Norte y Mar Caribe (Modificado y actualizado de Silbiger y Childress, 2008).....	49
Tabla 2. Lista de camarones asociados a <i>Bartholomea annulata</i> (Modificado y actualizado de Silbiger y Childress 2008).....	53
Tabla 3. Puntos de recolecta.	53
Tabla 4. Frecuencia éxito/fracaso en cada tratamiento, n=27, p < 0.01, $\chi^2= 14.56071429$	53

Índice

Listado de figuras.....	2
Listado de gráficas.....	2
Listado de tablas.....	2
Resumen.....	5
1. Introducción.....	6
1.1 Relaciones simbióticas.....	6
1.2 Generalidades.....	6
1.2.1 Generalidades de <i>Bartholomea annulata</i>	7
1.2.2 Generalidades de <i>Alpheus armatus</i> y <i>Alpheus immaculatus</i>	8
1.3 Simbiosis <i>Bartholomea annulata</i> – <i>Alpheus sp.</i>	9
2. Objetivos.....	10
3. Hipótesis.....	11
4. Método.....	11
4.1 Recolecta.....	11
4.2 Mantenimiento de organismos.....	11
4.3 Observaciones de laboratorio.....	12
4.3.1 Formación de madriguera.....	12
4.3.2 Efecto del sedimento en la defensa de <i>Bartholomea annulata</i>	12
4.4 Observaciones en campo.....	13
5. Resultados.....	13
5.1 Observaciones de laboratorio.....	13
5.1.1 Reconocimiento de anémona y formación de madriguera.....	13
5.1.2 Efecto del sedimento en la defensa de <i>Bartholomea annulata</i>	14
5.2. Observaciones en campo.....	14
6. Discusión.....	15
6.1 Simbiosis <i>Bartholomea annulata</i> – <i>Alpheus armatus/Alpheus immaculatus</i>	15
6.2 Observaciones en campo.....	16
7. Conclusiones.....	17
8. Referencias.....	17
9. Anexos.....	25
Anexo 1 Generalidades.....	25

Anexo 2 Método..... 29
Anexo 3 Resultados..... 37
Anexo 4 Gráficas y tablas..... 47

Resumen.

Las relaciones simbióticas son icónicas en los arrecifes de coral. *Bartholomea annulata* es una especie distribuida en arrecifes coralinos del Golfo y Caribe Mexicano presentando interacción con algunos crustáceos de este hábitat. El complejo críptico de *Alpheus armatus*, está formado por cinco especies, de las cuales tres, *Alpheus armatus*, *A. immaculatus* y *A. polystictus* son huéspedes obligados de *B. annulata*. Las anfitrionas se benefician por la protección contra depredación del poliqueto *Hermodice carunculata* y se especula que los camarones simbioses se benefician, a menudo, de la protección contra depredadores y la alimentación de regurgitados del huésped. *Bartholomea annulata* puede contraer su cuerpo como mecanismo defensivo, este proceso se da por la contracción de sus músculos, expeliendo agua por la boca, y el cuerpo. Este trabajo pretendió observar el efecto que tiene la obstrucción por sedimento en la entrada a la madriguera de *B. annulata*, en su capacidad de contracción y como los camarones pueden estar removiendo el exceso de sedimento dentro de la madriguera. Por lo tanto, la capacidad de contracción de la anémona podrá ser distinta si la entrada de la madriguera se encuentra obstruida o libre de sedimento. Para probar estas hipótesis se creó un set de filmación que registró la actividad de los alféidos y las anémonas. Se filmaron los camarones cuando removieron el exceso de sedimento y la dinámica en la formación de madrigueras. Cada anémona recibió tres tratamientos (i) con camarón más arena, (ii) sin camarón más arena y (iii) vacío; se dejó solo la anémona anclada a la madriguera. Se midió la probabilidad de éxito o fracaso en la contracción y mediante una prueba de χ^2 se compararon los tres tratamientos. Los resultados obtenidos indican que, *A. armatus* remueve de manera sistemática el exceso de sedimento dentro de la madriguera. Las anémonas con la madriguera obstruida por sedimento, se contrae significativamente menos que las anémonas con la madriguera libre de sedimento. La remoción de sedimento dentro de la madriguera ayuda a la contracción óptima de la anémona dentro del refugio.

1. Introducción.

1.1 Relaciones simbióticas.

El término simbiosis deriva de la palabra griega que significa “viviendo juntos”. Es aplicado de manera general, a la convivencia entre organismos de distintas especies (Bauer 2004). Esta convivencia puede tener una duración intensa o extensa en el tiempo (Bauer 2004). Esta interacción está presente en el momento en que una especie abandona, de manera obligada o temporal, los ambientes de vida libre, para vivir en un organismo de otra especie, normalmente llamado simbiote (Bauer 2004). Estas relaciones son impulsoras de la biodiversidad, y la naturaleza de la simbiosis (*i.e.* mutualismo, comensalismo y parasitismo) juega un papel importante en la evolución (Watson y Pollak 1999; Crandall *et al.* 2008; Litsios *et al.* 2012).

Las relaciones simbióticas se han estudiado con peculiar curiosidad. Por un lado, se menciona que es una aberración transitoria en el camino de la competencia mutuamente excluyente de especies, y por otro lado, la teoría evolutiva reconoce la simbiosis como un proceso integral y una fuente fundamental de innovación evolutiva (Wulff 1997; Watson y Pollak 1999).

Una característica del mutualismo y comensalismo es el intercambio de nutrientes entre simbiotes (Richardson 1999; Hagedorn *et al.* 2015). Estas relaciones simbióticas permiten a los organismos involucrados crecer en ambientes pobres mediante la utilización de los componentes metabólicos del huésped y hospedero (Hanlon *et al.* 1983; Fautin 1991; Hagedorn *et al.* 2015).

En los arrecifes de coral es especialmente evidente la importancia de la simbiosis en la biodiversidad del sistema. La complejidad y diversidad biológica de estos ecosistemas se debe, principalmente, al mutualismo entre corales y dinoflagelados (Hagedorn *et al.* 2015). Sin embargo, muchas otras interacciones juegan un papel importante, pero de manera difusa en la función del ecosistema (Stachowicz 2001; Plaisance *et al.* 2009; Glynn y Enochs 2011; White *et al.* 2006). Por ejemplo, algunos crustáceos son huéspedes de otros invertebrados (tabla 1) (Bauer 2004; Campos-Salgado 2009). Muchos alféidos son simbiotes de corales, de anémonas, de esponjas, de otros invertebrados, y vertebrados (Bauer 2004).

1.2 Generalidades.

El sistema arrecifal del Caribe mexicano constituye la región norte del Arrecife Mesoamericano. Se encuentra a lo largo de la costa este de la península de Yucatán, en una franja semicontinua de 400 km de largo. Los arrecifes forman estructuras bordeantes o costeras con un suelo marino cársico (Núñez-Lara y Arias-González 2005). El tipo de sedimentos presentes son de tipo calcáreo, materia orgánica, y con un tamaño de grado medio a fino (Campos-Salgado 2009).

El sureste del Golfo de México, está formado por las costas de Yucatán y Campeche. Esta zona está bajo la influencia de la corriente de Yucatán, presenta mareas diurnas y semiduras, con productividad primaria y secundaria alta, sedimentos arcillosos, arenas y limo (Vázquez-Lule y Díaz-Gallegos 2009). Se pueden encontrar bajos y arrecifes, como es el caso de los bajos de ría Celestún,

bajos de Sisal y el Palmar, a su vez se encuentra el parque nacional Arrecife Alacranes, que conforma el sistema arrecifal más grande para el Golfo de México (Vázquez-Lule y Díaz-Gallegos 2009).

Estas dos regiones (sureste del Golfo de México y Caribe mexicano) se encuentra sujeta a vientos del este-sureste entre marzo y noviembre; de diciembre a febrero se presentan vientos provocados por sistemas de baja presión, con vientos de hasta 35 km/h o más (IUCN 1988). La probabilidad del desarrollo de huracanes, nortes y tormentas tropicales en el área es elevada a finales de verano (IUCN 1988; Vázquez-Lule y Díaz-Gallegos 2009). Normalmente se desarrollan en el Atlántico Tropical y el Caribe, desplazándose en dirección oeste, cruzando la península de Yucatán (Merino y Otero 1991; Robertson *et al.* 2015).

1.2.1 Generalidades de *Bartholomea annulata*

En el Mar Caribe y Golfo de México habita *Bartholomea annulata* (Le Sueur 1817) (clase: Anthozoa, orden: Actinaria, familia: Aiptasiidae) una anémona distribuida en arrecifes de coral (Criales 1984; Sprung 2001; Calado *et al.* 2003; Lemay 2008; Grajales y Rodríguez 2014). Algunas anémonas tienen preferencia en la selección de hábitat, se relacionan con la forma del paisaje arrecifal y con la presencia de alguna especie en particular, como corales (Barrios-Suárez *et al.* 2002). *Bartholomea annulata* se distribuye en aguas someras, entre grietas de rocas y corales de la interfase del sustrato duro y arenoso, fijas al macizo calcáreo con los tentáculos expuestos fuera del sustrato (gráfica 1 y gráfica 2) (Campos-Salgado 2009; González-Muñoz *et al.* 2012). Generalmente puede encontrarse en profundidades entre 1 y 15 m, aunque hay registros de individuos en zonas de hasta 20 m de profundidad (González-Muñoz *et al.* 2012).

Las anémonas tienen diferentes estrategias defensivas para evitar la depredación. i) Liberar el disco pedal del sustrato y nadar activamente o quedando a la deriva; alejándose del ataque (Rosin 1969; Harris 1973; Edmunds *et al.* 1974; Shick *et al.* 1979), ii) abultar los tentáculos sobre el disco oral y la columna para evitar futuras mordidas en esta zona (Edmunds *et al.* 1974) iii) la contracción hidráulica de su cuerpo para alejarse de alguna amenaza (Harris y Howe 1979; González-Muñoz *et al.* 2012), estos son algunos ejemplos de tácticas defensivas en estos organismos.

El proceso de contracción que presenta *B. annulata* es similar a otras especies de anémonas. La anémona expelle agua por la boca y por la columna mediante unos poros llamados cinclidos (González-Muñoz *et al.* 2012). A través de estos poros también expelle acontilos cargados con nematocistos (Shick 1991; González-Muñoz *et al.* 2013). Este mecanismo de contracción es facilitado gracias a la acción de sus músculos (Shick 1991). Los músculos se contraen de manera longitudinal por los refractores longitudinales y hacia adentro por los músculos circulares en la pared de la columna, aunque también juega un papel importante otro tipo de musculatura, como el esfínter, que funciona como jareta, y por los músculos radiales sobre el disco oral (Shick 1991).

Bartholomea annulata presenta interacciones multiespecíficas con crustáceos como *Periclimenes yucatanicus* (Ives 1891) (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Palaemonidae), *P. rathbunae* Schmitt 1924 (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Palaemonidae), *Ancylomenes pedersoni* (Chace 1958) (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia:

Palaemonidae), *Alpheus armatus*, *Alpheus immaculatus* y *Alpheus polystictus* (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Alpheidae) (ver tabla 2 y figura 4) (Clarke 1955; Smith 1977; Criales 1984; Lemay 2008; Silbiger y Childress 2008; McCammon 2010). Es posible, aunque poco común, encontrar a esta anémona con ninguna relación evidente con alguno de estos crustáceos (Kropp 1987; Calado *et al.* 2003).

Algunos crustáceos son simbioses facultativos de esta anémona, es el caso de *Stenorhynchus seticornis* (Herbst 1788) (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Inachide), se ha registrado asociado con diferentes anémonas, entre las cuales está *B. annulata* (Herrnkind *et al.* 1976). El camarón de Pederson (*Ancylomenes pedersoni*), está muy cercano a ser un simbiote obligado (por lo menos para el Caribe mexicano y el Golfo de México) de *B. annulata*, encontrándolo también, aunque en menor proporción, asociado con *Ricordea florida* Duchassaing y Michelotti 1860 (clase: Anthozoa, orden: Corallimorpharia, familia: Ricordeidae) y *Lebrunia danae* (Duchassaing y Michelotti 1860) (clase: Anthozoa, orden: Actiniaria, familia: Aliciidae) (Kulbicki y Arnal 1999; Marshall 2000; Campos-Salgado 2009). A su vez algunas especies de camarones pistola, como el complejo de especies cripticas *A. armatus*, *A. immaculatus* y *A. polystictus* son simbioses obligados de *B. annulata*, y hasta el momento no se tiene ningún registro de estos camarones viviendo fuera del microhábitat proporcionado por la anémona (Knowlton y Keller 1985; 1986; Gwaltney y Brooks 1994; Silbiger y Childress 2008).

De las estrategias defensivas que presentan algunos organismos de *B. annulata* es la simbiosis con camarones pistola. Smith (1977) describió a grandes rasgos la defensa contra poliquetos de la especie *Hermodice carunculata* (Pallas 1766) (clase: Polychaeta, orden: Amphinomida, familia: Amphinomidae) por parte de *A. armatus*. Algunos años más tarde McCammon y Brooks (2014) publicaron una descripción detallada de esta conducta defensiva por parte de los alféidos ¿Será reciproca esta interacción?

1.2.2 Generalidades de *Alpheus armatus* y *Alpheus immaculatus*.

Los camarones *Alpheus armatus* Rathbun 1901 (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Alpheidae) y *Alpheus immaculatus* Rathbun 1901 (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Alpheidae) son morfológicamente similares. Pueden distinguirse por diferencias sutiles en patrones de color, y diferencias en la forma o proporciones de la sección rostro-orbital y la espina dorsal, manifestadas después de su asentamiento en la anémona (Clarke 1955; Knowlton y Keller 1986; Hurt *et al.* 2013).

El camarón *A. armatus*, presenta puntos amarillos o verdes iridiscentes en los pedúnculos antenulares, en la pinza chasqueadora, y una línea media de puntos del mismo color en la parte dorsal del pereión y el pleón (Knowlton y Keller 1983). Los machos muestran una espina de color negro en los urópodos, y las hembras rara vez tienen un poco de pigmento en esta espina; en adultos y juveniles las antenas son rayadas con bandas blancas y rojas (figura 1A) (Knowlton y Keller 1983; Knowlton 1980). Los individuos juveniles presentan una banda blanca continua en la parte dorsal del caparazón, que pierde poco a poco, conforme cada muda, hasta quedar con pequeñas secciones blancas a lo largo de la línea dorsal media y la sección rostro-orbital (Knowlton y Keller 1983).

Alpheus armatus tiene una amplia distribución a lo largo del Mar Caribe que se extiende desde el norte y suroeste del Golfo de México, hasta el sur de la Florida y las Bahamas (figura 1G-1) (Knowlton y Keller, 1983; Hurt *et al.* 2013). Normalmente este camarón se encuentra dentro de las lagunas arrecifales a profundidades no mayores a 15 metros, asociado siempre con *B. annulata* (Hurt *et al.* 2013).

Por otro lado, los adultos de *A. immaculatus* (figura 1B), presentan antenas bandeadas de color rojo y blanco, mientras que los juveniles tienen antenas blancas con pequeñas secciones rojas (Knowlton y Keller 1983). Los adultos tienen un complejo patrón de parches translúcidos blancos y rojos a lo largo de todo el cuerpo, con una banda continua color blanco desde la sección rostral hasta la parte dorsal del carapacho (Knowlton y Keller 1983; Hurt *et al.* 2013) La distribución de *A. immaculatus* coincide con la distribución de *A. armatus* excepto, hasta el momento, las Bahamas (figura 1G-2), otra diferencia es que *A. immaculatus* se encuentra en zonas más profundas (>15m) en barlovento de la barrera arrecifal (Hurt *et al.* 2013).

Una característica diagnóstica que posee la familia Alpheidae, es la gran desigualdad que presentan en la primera quela (Knowlton y Keller 1986). Quela que juega un papel fundamental en las conductas asociadas con la defensa de territorio y la obtención de alimento (Lohse *et al.* 2001). La quela mayor de los camarones es capaz de generar un chasquido o estallido (Versluis *et al.* 2000; Lohse *et al.* 2001). La quela chasqueadora tiene un émbolo que sobresale como dígito, en el otro extremo existe un zoclo en donde acopla perfectamente el émbolo (figura 2) (Versluis *et al.* 2000). Al cerrar de manera violenta la quela se genera un chorro de agua tan rápido que la presión correspondiente a este chorro, cae por debajo de la presión de vapor del agua y el gas disuelto en el agua marina genera una micro-burbuja o burbuja de cavitación, la cual colapsa violentamente generando la explosión o chasquido (figura 3) (Versluis *et al.* 2000; Versluis y Schmitz 2001).

1.3 Simbiosis *Bartholomea annulata* – *Alpheus* sp.

Se ha demostrado que la relación entre el sedimento y la formación de madrigueras juega un papel importante en el mecanismo de defensa en ambientes marinos (Karplus 1979). Por ejemplo, el mutualismo entre *Alpheus purpurilenticularis* Karplus & Ben Tuvia 1979 (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Alpheidae) y el gobio *Cryptocentrus steinitzi* Klausewitz 1974 (clase: Actinopteri, orden: Perciformes, familia: Gobiidae) es un modelo para sustentar esta demostración en el género *Alpheus* (Karplus 1979; Martínez-Guerrero 2011). Este mutualismo se basa en un beneficio mutuo entre ambos organismos, el gobio se esconde en el momento que percibe algún peligro o depredador y a su vez una señal es transmitida al camarón pistola (que tiene mala vista), de esta manera los dos pueden ocultarse en la madriguera construida por este camarón (Martínez-Guerrero 2011). Cabe mencionar que se han registrado aproximadamente 30 especies de *Alpheus* y 130 especies de gobios relacionados por medio de esta simbiosis (Bauer 2004; Wirtz 2008).

Bartholomea annulata ofrece un hábitat seguro, tanto para los simbioses obligados como los facultativos, debido en parte a su gran tamaño de pólipo, a sus tentáculos carnosos y a la alta especificidad de la toxina presente en las baterías de nematocitos (con efecto en canales iónicos Na⁺ de células sensibles a voltaje, en vertebrados) (Romey *et al.* 1976; Vincent *et al.* 1980; Cestele

y Caterall 2000; Sánchez-Rodríguez *et al.* 2006; McCammon 2010). Los alféidos simbiotes podrían, proveer de nitrógeno a las zooxantelas de la anémona, con esto se incrementa el número de células endosimbióticas e incrementan parcialmente la tasa fotosintética del alga (Sebens 1976; 1982; Kropp 1987; Day 1994; Spotte 1995; LaJeunesse 2002; Baeza y Thiel 2003; Khan *et al.* 2003; Thiel *et al.* 2003a). Así los camarones aprovechan un refugio libre de depredadores y una fuente de alimento, remueven exceso de mucosa, tejido necrótico, y residuos inorgánicos de la anémona (Herrnkind *et al.* 1976; Nizinski 1989; Crawford 1992). Las anémonas anfitrionas se benefician por la protección contra la depredación, mantenimiento de la madriguera, o el aumento de nitrógeno por los desechos del huésped (Smith 1977; Spotte 1996). Estos beneficios han contribuido a que, a lo largo de su evolución, surjan mecanismos que restringen su asentamiento en las especies con las que pueden establecer una relación simbiótica exitosa (Goy 1990).

Los eventos de colonización y simbiosis con anémonas en una escala evolutiva pueden ser muy similares en *A. armatus* y *Ancylomenes pedersony*, estos crustáceos tienen una tasa evolutiva relativamente baja para ADNr; 0,4 a 0,9% por millón de años (Bilodeau *et al.* 2005). Los patrones de colonización en *Ancylomenes pedersoni* indican focos de biodiversidad críptico y sugieren la posibilidad de múltiples eventos de colonización de linajes ecológicamente similares de camarones (Titus y Daly 2014). Estos eventos de colonización múltiple se ven con frecuencia en archipiélagos aislados, donde no hay tiempo significativo entre los eventos de colonización exitosa y no exitosa (Weese *et al.* 2013; Titus y Daly 2014). Es muy probable que ocurriera algo similar en los eventos de colonización en *A. armatus* dado a su cercanía taxonómica con *Ancylomenes pedersony* (Infraorden: Caridae) y la similitud de hábitas en los que se encuentran.

El estudio y descripción que realizaron Smith (1977) y McCammon (2010) es solo una parte de la asociación entre *B. annulata* y *A. armatus*. Por tal motivo, y basado en la interacción alfeus-gobio este trabajo evaluará si los alféidos remueven el exceso de sedimento dentro del refugio de *B. annulata* forman una madriguera y el efecto que tiene la obstrucción en la entrada al refugio, por sedimento, en la probabilidad de escape de la anémona. Esperando observar que los camarones contribuirán a incrementar la probabilidad de sobrevivencia de este cnidario.

Con la suma y documentación de estas nuevas observaciones se podrá completar una descripción más amplia sobre la relación simbiótica que existe entre estos dos organismos, los patrones que la rigen, y tener la evidencia necesaria para clasificar esta interacción como mutualismo.

2. Objetivos.

General:

1. Analizar la interacción simbiótica “camarón-anémona-refugio”, a través de su relación con la remoción de sedimento marino dentro de la madriguera

Objetivos particulares:

1.1. Observar el proceso de remoción del exceso de sedimento en los camarones *A. armatus* y *A. immaculatu* para formar una madriguera.

1.2. Evaluar el efecto que causa el exceso de sedimento en la madriguera, sobre la probabilidad de escape (éxito/fracaso) de *B. annulata* ante una amenaza.

3. Hipótesis.

H₀: Los alféidos no formarán su madriguera en el refugio de *B. annulata*, entonces el volumen libre de sedimento será igual cuando los alféidos estén presentes y cuando no lo estén.

H_m: Los alféidos formarán una madriguera removiendo el exceso de sedimento que se encuentre acumulado alrededor de la anémona, de modo que aumentará el volumen libre de sedimento dentro de la guarida y será mayor cuando estén presentes los camarones y menor cuando no.

H₀: La relación éxito/fracaso será igual cuando el refugio esté bloqueado que cuando esté libre de sedimento.

H_m: Si el refugio se encuentra obstruida por sedimento, entonces la relación éxito/fracaso en el escape de la anémona será distinta cuando esté bloqueada y cuando esté libre de sedimento.

4. Método.

4.1 Recolecta.

En el mes de septiembre de 2014 se realizó la recolecta de organismos en Mahahual, Quintana Roo en siete zonas dentro y fuera de la barrera arrecifal (ver tabla 3 y figura 5). Los ejemplares se recolectaron con la ayuda de equipo SCUBA, durante el día. Se utilizó cincel y martillo para extraer las anémonas, y aceite de clavo y pistola de succión para recolectar los camarones. Se logró capturar un total de 33 alféidos, 15 *A. armatus* (figura 6A) y 18 *A. immaculatus* (figura 6B) y 27 anémonas *B. annulata*.

El material biológico se transportó vivo a la Unidad Académica Sisal (UAS) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), para su posterior mantenimiento, cuidado y experimentación.

4.2 Mantenimiento de organismos.

Los alféidos fueron separados por especie. Se formaron 15 parejas, macho y hembra, al no tener un número igual de machos y hembras 3 organismos quedaron solos y no se utilizaron para este trabajo. Cada pareja de alféidos se colocó con, por lo menos, una anémona en un acuario individual (figura 7A). El sistema de mantenimiento constó con 18 acuarios de flujo continuo (figura 7B). El agua se filtró mecánicamente, se esterilizó con luz UV, se mantuvo a una temperatura promedio de 27°C y una salinidad de 35ppm.

4.3 Observaciones de laboratorio.

Para registrar la actividad de los alféidos se montó un *set* de filmación. Este *set* se construyó con cuatro acuarios cúbicos llenos cada uno con agua marina. A dos acuarios se les agregó una capa de 5 cm de arena (figura 8).

Se filmó la parte frontal de cada acuario por separado con una cámara de video fija a un tripie y, a la par, se tenía un sistema de circuito cerrado (CCTV) conectado a cuatro cámaras de vigilancia en la parte inferior de cada acuario (figura 9). Se registró la búsqueda y reconocimiento de la anémona, la formación de la madriguera y la respuesta de la anémona a una agresión.

Se elaboraron madrigueras rígidas para fijar las anémonas de manera individual. Estas se hicieron con cemento y arena (figura 10A1). La madriguera tiene forma de cueva, con una entrada y una galería en forma de medio cilindro (figura 10A2). En la parte más alejada de la entrada se trató de fijar la anémona (figura 10B2) para que la columna, el disco oral y los tentáculos salieran por la entrada de la madriguera (figura 10B1).

4.3.1 Formación de madriguera.

Quince anémonas se fijaron a refugios sólidos y se enterraron con arena (figura 11). La dinámica de la madriguera se filmó durante 24h. Se seleccionaron cinco fotogramas de cada video, el primer fotograma es el instante donde la pareja de *Alpheus* entró al acuario y los cuatro siguientes corresponden a la hora 1, 3, 5 y 24. Con estas imágenes se formó una secuencia con la dinámica de la madriguera durante todo un día (figura 12).

4.3.2 Efecto del sedimento en la defensa de *Bartholomea annulata*.

Se fijaron 27 anémonas a refugios sólidos. Estas anémonas se repartieron de manera aleatoria en tres tratamientos diferentes: (i) con camarón más arena (Con camarón + arena), (ii) sin camarón más arena (sin camarón + arena) y (iii) vacío; se dejó solo la anémona anclada al refugio sólido (figura 13). El criterio que se utilizó para medir el “éxito o fracaso del escape” fue la primera contracción de la anémona, por ser la estrategia principal e inmediata que utiliza *Bartholomea annulata* para evitar la depredación (Harris y Howe 1979; González-Muñoz *et al.* 2013). Para desencadenar esta conducta defensiva se estimuló cada anémona con un chorro de agua marina (3-5 ml) simulando una agresión.

Se consideró éxito defensivo (p), cuando la anémona protegió el disco oral y la columna dentro de la madriguera y fracaso defensivo (q) cuando la anémona no fue capaz de alejarse del estímulo, exponiendo el disco oral o la columna (figura 14). Se seleccionaron el disco oral y la columna por ser vitales para la anémona y exponerlas a depredación representa un costo alto en la supervivencia de cada organismo (Ottaway 1977; Harris y Howe 1979).

Éxito (p) = Columna y disco oral dentro de la madriguera sólida.

Fracaso (q) = Columna y/o disco oral fuera de la madriguera sólida.

La probabilidad de éxito y fracaso se analizó con una prueba comparativa de χ^2 (Zar 2010), para comparar los tres tratamientos y observar si existen diferencias significativas en esta razón.

H_0 : $p/q(\text{Con camarón} + \text{arena}) = p/q(\text{vacío}) = p/q(\text{Sin camarón} + \text{arena})$

H_m : $p/q(\text{Con camarón} + \text{arena}) = p/q(\text{vacío}) > p/q(\text{Sin camarón} + \text{arena})$

Para cada repetición en cada tratamiento, se tomaron tres fotogramas del proceso de contracción. El tiempo cero (t_0) corresponde a la anémona momentos antes de recibir el estímulo, el t_1 , corresponden al proceso de contracción y el t_2 es la anémona al final del estímulo (figura 15).

4.4 Observaciones en campo.

Una vez realizados los experimentos con los organismos recolectados, se regresó a la zona de recolecta para tener evidencia gráfica sobre cómo estos camarones remueven sedimento en un ambiente natural. Con ayuda de equipo SCUBA, y cámaras fotográficas (Canon G11 y Canon G16 + *Housing*) se realizó un muestreo localizado dentro de la laguna arrecifal, en donde se seleccionaron de manera arbitraria tres anémonas. Se aseguró que estas anémonas tuviesen como residente una pareja de alféidos.

Después de tener seleccionadas las anémonas se soterraron con sedimento de manera manual y se filmó con una cámara durante 30 minutos. Con estos videos se realizó una comparación entre las conductas observadas en laboratorio y en campo.

5. Resultados.

5.1 Observaciones de laboratorio.

5.1.1 Reconocimiento de anémona y formación de madriguera.

Cuando la pareja de alféidos se introdujo al acuario de observación, exploraron el lugar, utilizaron las antenas y anténulas para identificar su entorno y caminaron por el perímetro del acuario. Esta conducta se observó de 1 a 8 minutos y después de este periodo todos los organismos localizaron un lugar en donde esconderse utilizaron las esquinas del acuario, enterrándose en el sedimento o localizaron la madriguera de la anémona. Del total de 15 parejas de camarones, tres parejas se escondieron fuera del refugio de la anémona y de 12 parejas la anémona fue su primer refugio. Sin embargo, después de 12 minutos 11 de 12 parejas de alféidos ya se encontraban dentro del refugio. Solo un organismo pasó 25 minutos fuera de la guarida, y después de este periodo entró a la madriguera que su compañero ya había empezado a formar.

Una vez que alguno de los dos organismos encontró el refugio de la anémona, pasaron de 1 a 10 minutos después de encontrar la anémona para comenzar el proceso de remoción de sedimento y formación de madriguera. La primera hora presentó mayor actividad, en este periodo la madriguera mostró más cambios. Después de transcurrir cinco horas la madriguera ya no sufrió tantos cambios en comparación con la madriguera al terminar las 24 h de observación (figura 16).

El proceso de remoción de sedimento se realizó de manera focalizada, concentraron su esfuerzo en el disco pedal y columna de la anémona. Esta conducta se dio en su mayoría con los pleópodos; moviéndolos rápidamente de adelante a atrás lo cual generó una corriente de agua hacia la parte posterior del camarón desplazando sedimento en esta dirección (figura 17A), y en menor proporción con el primer maxilípodo menor (quelado) que se utilizó para manipular objetos grandes en el sedimento, para sujetar el objeto y retirarlo de la madriguera (figura 17B).

5.1.2 Efecto del sedimento en la defensa de *Bartholomea annluata*.

El sedimento representó un efecto negativo al ser abundante y no haber ningún un organismo que lo removiera (tabla 4). En los tratamientos (i) Con camarón + arena: de ocho anémonas que se midieron, siete fueron capaces de escapar del estímulo y una no contrajo ni el disco oral ni la columna dentro de la madriguera (figura 18). (ii) Sin camarón + arena: al momento de disparar el corro de agua marina solo dos anémonas fueron capaces de escapar y siete no lo lograron, exponiendo el disco oral o la columna fuera de la madriguera (figura 19). (iii) vacío: del total de 10 anémonas utilizadas en este tratamiento, todas fueron capaces de retraer la columna y el disco oral dentro de su refugio (figura 20).

Al analizar la frecuencia de éxito y fracaso en los diferentes tratamientos se encontró una diferencia significativa. El tratamiento Sin camarón + arena presentó el menor número de éxitos, con una posibilidad de éxito defensivo de 22% (gráfica 1).

Con una $p < 0.01$ y un valor de $\chi^2 = 15.34$ la relación de éxito/fracaso fue estadísticamente menor en el tratamiento Sin camarón + arena que en los otros dos tratamientos. Presentando una probabilidad de éxito defensivo menor cuando está cubierta la guarida con arena que cuando no hay rastro de sedimento o están presentes los camarones formando su madriguera

5.2. Observaciones en campo.

En los tres refugios seleccionados se observó que los camarones limpiaron constantemente la base de la anémona. Después de soterrar cada refugio con sedimento el proceso de remoción empezó una vez terminada la perturbación (figura 21). Se presentó una actividad baja de limpieza comparado con lo observado en laboratorio (en laboratorio la primera hora de observación presentó mayor actividad).

6. Discusión.

6.1 Simbiosis *Bartholomea annulata* – *Alpheus armatus*/*Alpheus immaculatus*.

Solo dos estudios Smith (1977) y McCammon y Brooks (2014) se enfocaron en como *A. armatus* beneficia el sistema anémona-camarón-hospedero. La presencia de *A. armatus* y *A. immaculatus* puede potencialmente beneficiar a todo el sistema, facilitando el establecimiento de grupos de asociados más grandes y más diversos (McCammon 2010). Además, mediante el aumento en la sobrevivencia de la anémona como resultado del mantenimiento de la madriguera por *A. armatus* y *A. immaculatus*, estos camarones pueden conseguir una vivienda más estable y libre de depredadores.

Los camarones se benefician de esta interacción al tener un lugar seguro donde comer y reproducirse (Smith 1977; McCammon 2010). Sin embargo, el costo de un buen refugio puede ser elevado. *Bartholomea annulata* puede infectar a otro organismo de manera cutánea, y no es necesario que la víctima toque los tentáculos para ser aturdido, el simple contacto con nematocistos extruidos puede ser suficiente para ser afectado (Sánchez-Rodríguez *et al.* 2006). Las toxinas de *B. annulata* tienen un efecto neuro-paralizante, es necesario 104 mg/kg de toxina para matar a una tilapia (*Oreochromis niloticus*) en 24h (Morales-Landa *et al.* 2007). Las toxinas de esta anémona también son capaces de intoxicar crustáceos, es necesario 1mg/kg de toxina para matar en 60 min a un cangrejo de la especie *Ocypode quadrata* (Fabricius 1787) (clase: Malacostraca, orden: Decapoda, familia: Ocypodidae) (Sánchez-Rodríguez 2001). *Alpheus armatus* y *A. immaculatus* son socios obligados de la misma anémona, cumpliendo la mayor parte de su ciclo de vida en asociados a *B. annulata* (Knowlton y Keller 1986; Silbiger y Childress 2008; McCammon 2010). Es muy probable que las parejas de *A. armatus* y *A. immaculatus* inviertan una cantidad considerable de energía y recursos para aclimatarse al ambiente hostil que presenta el microhábitat de la anémona. Así, el mantener la guarida libre de sedimento es una estrategia que aumenta la supervivencia de la anémona afectando de manera directa en la supervivencia de los camarones, a tal grado que para el camarón es muy difícil, si no, imposible establecerse fuera del microhábitat que esta anémona proporciona en condiciones naturales.

Parte de la investigación acerca de la teoría de la evolución sobre el mutualismo se centra en dos socios (Roopin *et al.* 2008), probablemente debido a la dificultad en la evaluación de la red de interacciones complejas implicadas. Si las relaciones entre las anémonas y sus asociados decápodos son mutualistas, podríamos esperar un aumento significativo en la adecuación de la anémona al asociarse con *A. armatus* o *A. immaculatus*, y las adaptaciones que faciliten la simbiosis. Se necesita monitoreo a largo plazo de anémonas con y sin socios de crustáceos para investigar posibles beneficios de adecuación. Los mecanismos de reconocimiento de simbionte y aclimatación en huéspedes parecen ser especies específicas (Crawford 1992) y son actualmente desconocidos para muchos socios de *B. annulata*.

La defensa de camarones y cangrejos asociados a cnidarios ha sido demostrada por Glynn 1980 y Brooks y Gwaltney 1993 y sólo un par de estudios han informado como un crustáceo asociado con

B. annulata ha mostrado algún comportamiento defensivo ante la presencia de una amenaza (Smith 1977; McCammon y Brooks 2014). Esta estrategia defensiva es meramente bentónica, pero, ¿qué pasa con los depredadores que viven en la columna de agua? El mantenimiento que lleva a cabo *A. armatus* y *A. immaculatus* juega un papel importante en la supervivencia de la anémona, ya que forma el espacio necesario para que la anémona se pueda retraer y evitar ataques provenientes de la columna de agua.

Se ha documentado que, entre las relaciones simbióticas en arrecifes de coral la conducta de limpieza y mantenimiento está ampliamente distribuida (Sargent y Wagenbach 1975; Mahnken 1972; Quimbayo *et al.* 2012). Por lo menos 130 especies de peces y crustáceos, distribuidos en el Indo-Pacífico, el Mar Caribe y el Atlántico, son limpiadores facultativos o limpiadores obligados (Quimbayo *et al.* 2012). Estas conductas de limpieza y mantenimiento aumentan en gran medida la adecuación de los organismos involucrados (Mahnken 1972; Smith 1977; Thiel *et al.* 2003b; Silbiger y Childress 2008; Quimbayo *et al.* 2012). El mantenimiento de la madriguera consiste en eliminar el exceso de moco, tejido necrótico y escombros inorgánicos alrededor de la anémona hospedera (Herrnkind *et al.* 1976; Nizinski 1989; Crawford 1992). Se observó y demostró como la remoción de sedimento y escombros inorgánicos (mantenimiento) por parte de los alféidos brinda una ventaja al momento de escapar de algún organismo. Las anémonas solitarias no van a ser capaces de alejarse de esta amenaza, sobre todo porque no tienen la fuerza necesaria en la contracción para remover el sedimento alrededor de ellas, mientras que las anémonas que tienen una pareja de camarones que mantienen libre de sedimento la madriguera puede escapar a una amenaza contrayendo su cuerpo hidráulico sin que nada la obstruya. Este escape es a nivel bentónico y en la columna de agua.

6.2 Observaciones en campo.

Es posible que la baja en actividad de mantenimiento del refugio sea causada por la distancia entre la madriguera de los alféidos y la cámara, lo cual pudo inhibir a los camarones. Estas observaciones realizadas en campo simplemente son descriptivas y carecen de valor estadístico, además de ser una muestra muy pequeña. Sin embargo, estas observaciones son útiles como referencia y para poder comparar entre los procesos observados en el laboratorio y los ocurridos en campo. Para observar el proceso de formación de madrigueras y el efecto que tiene el exceso de sedimento en su refugio sería necesario montar un experimento estructurado en el arrecife.

La dinámica de sedimentos en el área de distribución de los camarones es elevada, al realizar una comparación entre el área de distribución de estas dos especies (figura 22A y 22B), las zonas arrecifales de Caribe mexicano y sureste del Golfo de México (figura 22C) (como distribución potencial de *A. armatus* y *A. immaculatus*), las corrientes marinas (figura 22D), la incidencia de huracanes (Figura 22E), el oleaje y corrientes de viento en la zona (figura 22F, 22G, y 22H), podemos interpretar que la dinámica de sedimentos por parte de eventos hidrometeorológicos tiene un impacto en el mantenimiento del refugio de la anémona, por lo tanto la remoción de sedimento en la madriguera no es una conducta trivial de estos camarones. Estos eventos hidrometeorológicos son

periódicos y no son eventos únicos, por lo tanto, es necesario un constante mantenimiento en el refugio a lo largo del tiempo por parte de *A. armatus* y *A. immaculatus*.

De tal manera *A. armatus* y *A. immaculatus* están contribuyendo en la sobrevivencia de *B. annulata*. Al momento que los camarones remueven el exceso de sedimento de manera constante y focalizada para formar su madriguera, generando a su vez un espacio libre de sedimento el cual aprovecha la anémona al momento de la contracción, aumentando su probabilidad de escape ante alguna amenaza. Precisamente con la suma de estas observaciones podríamos calificar esta interacción como mutualista, sin embargo, falta analizar los beneficios que brinda la anémona huésped a estos camarones.

7. Conclusiones.

Los camarones *A. armatus* y *A. immaculatus* remueven el sedimento de manera activa y focalizada, concentrado su energía en la base y columna de *B. annulata*. Con este mantenimiento brindan espacio suficiente para que la anémona pueda contraerse.

Por lo tanto, el exceso de sedimento dentro de la madriguera, tiene un efecto negativo en la contracción del cuerpo hidráulico de la anémona. Cuando los camarones remueven el exceso de sedimento dentro de la madriguera, aumenta la probabilidad en el éxito de escape de *B. annulata* ante una amenaza.

Es posible calificar esta interacción como mutualista, sin embargo, falta analizar los beneficios que brinda la anémona huésped a estos camarones.

8. Referencias.

- Baeza JA y Thiel M (2003) Predicting territorial behavior in symbiotic crabs using host characteristics: a comparative study and proposal of a model. *Mar. Biol.* 142: 93–100.
- Barrios-Suárez LM, Reyes JO, Navas GR y García CB (2002) Distribution of anemones (Anthozoa: Actiniaria and Corallimorpharia) in the area of Santa Marta, Colombian Caribbean. *Ciencias Marinas* 28: 37-48.
- Bauer RT (2004) Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. *Oklahoma University Press*, Norman, Oklahoma, EE.UU 283 pp.
- Bilodeau AL, Felder DL, Neigel JE (2005) Population structure at two geographic scales in the burrowing crustacean *Callichirus islagrande* (Decapoda, Thalassinidea): historical and contemporary barriers to planktonic dispersal. *Evolution* 59: 2125–2138.
- Brooks WR y Gwaltney CL (1993) Protection of symbiotic cnidarians by their hermit crab hosts: evidence for mutualism. *Symbiosis* 15: 1-13.

- Calado R, Lin J, Rhyne AL, Araújo R y Narciso, L (2003) Marine ornamental decapods-popular, pricey, and poorly studied. *J. Crustac. Biol.* 23: 963–973.
- Campos-Salgado AI (2009) Distribución geográfica y abundancia de las anémonas (Cnidaria : Anthozoa) *Condylactis gigantea*, *Bartholomea annulata* y sus camarones simbioses *Periclimenes pedersoni*, *P. yucatanicus*, Decapoda: Caridea) en la costa del Caribe mexicano. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México 126 pp.
- Cestele S (2000) Catterall: molecular mechanism of neurotoxin action on voltagegated sodium channels. *Biochimie* 82: 883–892.
- Chase F (1972) The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smiths. Contrib. Zool.* 98: 1–179.
- Clarke DA (1955) New species of the genus *Heteromysis* (Crustacea, Mysidacea) from the Bahamas Islands, Commensal with a Sea-Anemone. *Am. Museum Novit* 1716: 1–14.
- Crandall ED, Jones ME, Munoz MM, Akinronbi B, Erdmann MV y Barber PH (2008) Comparative phylogeography of two seastars and their ectosymbionts within the Coral Triangle. *Mol. Ecol.* 17: 5276–5290.
- Crawford JA (1992) Acclimation of the shrimps, *Periclimens anthophilus*, to the giant sea anemone, *Condylactis gigantea*. *Bull. Mar. Sci.* 50, 331–341.
- Criales MM (1984) Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and mollusks in the Santa Marta region, Colombia. *J. Crust. Biol.* 4: 307–317.
- Criales MM y Corredor L (1977) Aspectos etológicos y ecológicos de camarones limpiadores de peces (Natantia: Palaemonidae, Hippolytid, Stenopodidae). *An. del Inst. Investig. Mar. Punta Betín* 9, 141–156.
- Day RJ (1994) Algal symbiosis in *Bunodeopsis*: Sea anemones with "auxiliary" structures. *Biol. Bull.* 186: 182-194.
- Dayton PK (1972) Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. En: Parked BC (ed.) *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica*. Lawrence, KS: Allen Press s/p.
- Edmunds M, Potts GW, Swinfer RC y Waters VL (1974) Defensive behavior of sea anemones in response to predation by the opisthobranch mollusc *Aeolidia papillosa* (L.) *J. Mar. Biol. Assoc. Uk* 56: 65-83.
- Fautin DG (1991) The anemonefish symbiosis: What is known and what is not. *Symbiosis* 10: 23-46.

- Glynn PW (1980) Defense by symbiotic crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator. *Oecologia* 47:287-290.
- Glynn PW y Enochs IC (2011) Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. En: Dubinsky Z., Stambler N (Eds.) *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer, Dordrecht 273–325 pp.
- González-Muñoz R, Simões N, Sánchez-Rodríguez J, Rodríguez E y Segura-Puertas L. (2012) First inventory of sea anemones (Cnidaria: Actiniaria) of the Mexican Caribbean. *Zootaxa* 38, 1–38.
- González-Muñoz R, Simões N, Tello-Musi JL, Rodríguez E (2013) Sea anemones (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria) from coral reefs in the southern Gulf of Mexico. *Zookeys* 106, 77–106.
- Goy J (1990) Components of reproductive effort and delay of larval metamorphosis In tropical marine shrimp (crustacea: Decapoda: Caridea and Stenopodidea). Ph.D. Dissertation, University of Texas EE.UU 354 pp.
- Grajales A y Rodríguez E (2014) Morphological revision of the genus *Aiptasia* and the family Aiptasiidae (Cnidaria, Actiniaria, Metridioidea). *Zootaxa* 3826: 55–100.
- Gwaltney CL y Brooks WR (1994) Host specificity of the anemoneshrimp *Periclimenes pedersoni* and *P. yucatanicus* in the Florida Keys. *Symbiosis* 16: 83-93.
- Hagedorn M, Carter V, Zuchowicz N, Phillips M, Penfield C, Shamenek B, Vallen E, Kleinhans FW, Peterson K, White M y Yancey PH (2015) Trehalose is a chemical attractant in the establishment of coral symbiosis. *PLoS One* 10: 1-18.
- Harris LG (1973) Nudibranch associations. En: Cheng TC (ed.) *Current Topics in Comparative Pathobiology, Vol 2*, Academic Press, New York 213-315 pp.
- Harris LG y Howe NR (1979) An analysis of the defensive mechanisms observed in the anemone *Anthopleura elegantissima* in response to its nudibranch predator *Aeolidia papillosa*. *Biol. Bull.* 157: 138-52.
- Hanlon RT, Hixon RF y Smith DG (1983) Behavioral associations of seven West Indian reef fishes with sea anemones at Bonaire, Netherlands Antilles. *Bull. Mar. Sci.* 33: 928-934.
- Herrnkind W, Stanton G y Conklin E (1976) Initial characterization of the commensal complex associated with the anemone, *Lebrunia danae*, at Grand Bahama. *Bull. Mar. Sci.* 26: 65–71.
- Holthuis LB y I Eibl-Eibesfeldt (1964) A new species of the genus *Periclimenes* from Bermuda (crustacea: Decapoda, Palaemonidae). *Senckenb. Biol.* 45: 185–192.
- Hurt C, Silliman KA y Knowlton N (2013) Ecological speciation in anemone-associated snapping shrimps (*Alpheus armatus* species complex). *Mol. Ecol.* 22: 4532–48.
- IUCN (1988) Coral reefs of the world. Vol.1 : Atlantic and Eastern Pacific'. Gland, Suiza.

- Karplus I (1979) The tactile communication between *Cryptocentrus steinitzi* (Pisces, Gobiidae) and *Alpheus purpurilenticularis* (Crustacea, Alpheidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49: 173–196.
- Khan RN, Becker JHA, Crowther AL y Lawn ID (2003) Sea anemone host selection by the symbiotic saddled cleaner shrimp *Periclimenes holthuisi*. *Mar. Freshw. Res.* 54: 653–656.
- Knowlton N (1980) Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. *Evolution* 34: 161–173.
- Knowlton N y Keller BD (1983) A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean sea anemone *Bartholomea annulata*. *Bull. Mar. Sci.* 33: 353–362.
- Knowlton N y Keller BD (1985) Two more sibling species of Alpheid shrimps associated with the caribbean sea anémone *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. *Coral Reefs* 37: 893–904.
- Knowlton N y Keller BD (1986) Larvae which fall far short of their potential: highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. *Bull. Mar. Sci.* 39: 213–223.
- Kropp RK (1987) Descriptions of some endolithic habitats from snapping shrimp (Alpheidae) in micronesia. *Bull. Mar. Sci.* 41: 204–213.
- Kulbicki M y Arnal C (1999) Cleaning of fish ectoparasites by a Palaemonidae shrimp on soft bottoms in New Caledonia. *Cymbium* 23:101-104.
- LaJeunesse T (2002) Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Mar. Biol.* 141: 387–400.
- Lemay J. (2008) "*Bartholomea annulata*", Animal Diversity Web. http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Bartholomea_annulata.html. (revisado 17 dic 2014)
- Limbaugh C, Pederson H y Chace FA (1961) Shrimps that clean fishes. *Bull. Mar. Sci.* 11: 237–257.
- Litsios G, Sims CA, Wuest RO, Zimmerman NE y Salamin N (2012) Mutualism with sea anemones triggered the adaptive radiation of clownfishes. *BMC Evol. Biol.* 12: 15.
- Lohse D, Schmitz B y Versluis M (2001) Snapping shrimp make flashing bubbles. *Nature* 413: 477–8.
- Mahnken C (1972) Observations on cleaners shrimps of the genus *Periclimenes*. *Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. LA Co* 14: 71–83.
- Manning RB (1970) *Mithrax (Mithraculus) commensalis*, a new West Indian spider crab (Decapoda, Majidae) commensal with a sea anemone. *Crustaceana* 19: 157–160.

- Marshall NJ (2000) Communication and camouflage with the same 'bright' colours in reef fishes. *Phil. Trans. Biol. Sci.* 355: 1243-1248.
- Martínez-Guerrero B (2011) Comportamiento y morfología de camarones carídeos (Crustacea: Caridea), en relación con los ambientes sedimentarios que habita. *Cienc. Mar.* 45: 63–68.
- McCammon A (2010) Snapping shrimp protect host anemones from predators. Master Thesis, Florida Atlantic University, Boca Raton, Florida 1-33 pp.
- McCammon A y Brooks W (2014) Protection of host anemones by snapping shrimps: a case for symbiotic mutualism? *Symbiosis S/N*, 1–8.
- Mercado L y Capriles V (1982) Description of two commensal complexes associated with the anemones, *Stoichactis helianthus* and *Homostichanthus duerdeni* in Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 17: 69–72.
- Morales-Landa J, Zapata-Pérez O, Cedillo-Rivera R, Segura-Puertas L, Simá-Alvarez R, Sánchez-Rodríguez J (2007) Antimicrobial, antiprotozoal, and toxic activities of cnidarian extracts from the Mexican Caribbean sea. *Pharmaceutical* 47: 37–43.
- Mihalik M (1989) Investigations on symbioses between shrimp and sea anemones. Master Thesis, Florida Atlantic University, Boca Raton. 99 p.
- Nizinski M (1989) Ecological distribution, demography and behavioral observations on *Periclimenes anthophilus*, an atypical symbiotic cleaner shrimp. *Bull. Mar. Sci.* 45: 174–188.
- Núñez-Lara E y Arias-González JE (2005) Legendre P Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 324: 159-169.
- Ottaway JR (1977) Predators of sea anemones. *Tuatara*, 22, 213-21.
- Plaisance L, Knowlton N, Paulay G y Meyer C (2009) Reef-associated crustacean fauna: biodiversity estimates using semi-quantitative sampling and DNA barcoding. *Coral Reefs*, 28: 977–986.
- Quimbayo JP, Floeter SR, Noguchi R, Rangel CA, Gasparini JL, Sampaio CLS, Ferreira CEL y Rocha LA (2012) Cleaning mutualism in Santa Luzia (Cape Verde Archipelago) and São Tomé Islands, Tropical Eastern Atlantic. *Mar. Biodivers. Rec.* 5: 1–7.
- Richardson DL (1999) Correlates of environmental variables with patterns in the distribution and abundance of two anemonefishes (Pomacentridae: Amphiprion) on an eastern Australian sub-tropical reef system. *Envir. Biol. of Fishes* 55: 255-263.
- Ritson-Williams R y Paul VJ (2007) *Periclimenes yucatanicus* and *Periclimenes rathbunae* on unusual corallimorph hosts. *Coral Reefs* 26: 147.

- Román-Contreras R y Martínez-Mayén M (2010) Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the shallow waters from Quintana Roo, Mexican Caribbean coast. *Rev. Mex. Biodivers.* 81: 43–51.
- Robertson DR, Peña EA, Posada JM y Claro R (2015). Peces Costeros del Gran Caribe: sistema de Información en línea. Version 1.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- Romey G, Abita JP, Schweitz H, Wunderer G y Lazdunski M (1976) Sea anemone toxin: a tool to study molecular mechanism of nerve conduction and excitation-secretion coupling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73 11: 4055–4059.
- Roopin M y Henry R, Chadwick N (2008) Nutrient transfer in a marine mutualism: patterns of ammonia excretion by anemonefish and uptake by giant sea anemones. *Mar. Biol.* 154:547-556.
- Rosin R (1969) Escape response of the sea-anemone *Anthopleura nigrescens* (Verrill) to its predatory solid nudibranch *Herviella baba* spec. nov. *The Veliger* 12: 74-7.
- Sánchez-Rodríguez J (2001) Cutaneous stings from *Bartholomea annulata*. *Contact* 44: 314–315.
- Sánchez-Rodríguez J, Zugatsi A, Santamari A, Galva-Arzate S y Segura-Puertas L (2006) Isolation, partial purification and characterization of active polypeptide from the sea anemone *Bartholomea annulata*. *Bas. & Clin. Pharma & Toxi.* 99: 116–121.
- Sargent RC y Wagenbach GE (1975) Cleaning behavior of the shrimp, *Periclimenes anthophilus* Holthuis and Eibl Eibesfeldt (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Bull. Mar. Sci.* 25: 466–472.
- Sebens KP (1976) The ecology of Caribbean Sea Panama: Utilization of space on a coral reef. En: Mackie GO (ed.) *Coelenterate Ecology and Behavior*. Springer Science+Business Media, New York 67-77 pp.
- Sebens KP (1982) The limits to indeterminate growth: An optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecol. and Beha.* 63: 209-222.
- Shick JM, Hoffmann RJ y Lamb AN (1979) Asexual reproduction, population structure and genotype-environment interactions in sea anemones *Amer. Zool.* 19: 699-713.
- Shick JM (1991) Biotic interactions. En: Calow P (ed.) *A Functional Biology of Sea Anemones*. Chapman and Hall Press 278–317 pp.
- Silbiger NJ y Childress MJ (2008) Interspecific variation in anemone shrimp distribution and host selection in the Florida Keys (USA): implications for marine conservation. *Bull. Mar. Sci.* 83: 329–345.

- Smith WL (1977) Beneficial behavior of a symbiotic shrimp to its host anemone. *Bull. Mar. Sci.* 27: 343–346.
- Spotte S (1995) New records of association for the anemone shrimp *Periclimenes pedersoni* Chace, 1959 (Decapoda: Caridea): the bivalve mollusk *Lima scabra* and the black coral *Antipathes pennacea*. *Crustaceana* 69: 545–547.
- Spotte SRW, Heard PM, Bubucis R, Manstan R y McLelland JA (1991) Pattern and coloration of *Periclimenes rathbunae* from the Turks and Caicos Islands, with comments on host associations in other anemone shrimps of the West Indies and Bermuda. *Gulf Res. Rep.* 8: 301–311.
- Spotte S (1996) Supply of regenerated nitrogen to sea anemones by their symbiotic shrimp. *J. of Exper. Mar. Biol. and Ecol.* 198: 27–36.
- Sprung J (2001) Invertebrates, a Quick Reference Guide. *Ricordea Publishing*, Florida, EE.UU 240 pp.
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience*, 51: 235–246.
- Thiel M, Zander A, Baeza JA (2003a) Movements of the symbiotic crab *Liopetrolisthes mitra* between its host sea urchin *Tetrapygus niger*. *Bull. Mar. Sci.* 72: 89–101.
- Thiel M, Zander A, Valdivia N, Baeza JA, Rueffler C (2003b) Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. *J. Zool* 261: 353–362.
- Titus BM y Daly M (2014) Fine-scale phylogeography reveals cryptic biodiversity in Pederson's cleaner shrimp, *Ancylomenes pedersoni* (Crustacea: Caridea: Palaemonidae), along the Florida Reef Tract. *Mar. Ecol.* 173: 1–12.
- Vázquez-Lule AD y Díaz-Gallegos JR (2009) Caracterización del sitio de manglar El Palmar. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.
- Versluis, M, Schmitz B, von der Heydt A y Lohse D (2000) How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles. *Science* 289: 2114–7.
- Versluis M y Schmitz B (2001) On the sound of snapping shrimp. *Phys. Fluids* 13: 6631.
- Vincent JP, Balerna M, Fosset M, Lazdunski M (1980) Binding of sea anemone toxin to a receptor site associated with gating system of sodium channel in synaptic nerve endings *in vitro*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 77: 1646–1650.
- Watson RA y Pollack JB (1999) How symbiosis can guide evolution. *Adv. Artif. Life* 1674: 29–38.

- Weese DA, Fujita Y y Santos SR (2013) Multiple colonizations lead to cryptic biodiversity in an island ecosystem: comparative phylogeography of anchialine shrimp species in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Biol. Bull.* 225: 24–41.
- White JW, Grigsby CJ y Warner RR (2006) Cleaning behaviour is riskier and less profitable than an alternative strategy for a facultative cleaner fish. *Coral Reefs* 26, 87–94.
- Wicksten M (1995) Associations of fishes and their cleaners on coral reefs of Bonaire, Netherlands Antilles. *Copeia* 1995: 477–481.
- Williams EH, Clavijo I, Kimmel JJ, Colin PL, Diaz-Carela C, Bardales AT, Armstrong RA, Williams LB, Boulon RH y Garcia JR (1983) A checklist of marine plants and animals of the south coast of Dominican Republic. *Caribb. J. Sci.* 19: 39–53.
- Williams EH y Williams LB (1982). First Report of *Periclimenes yucatanicus* (Ives) (Decapoda, Palaemonidae) in association with a corallimorpharian anemone. *Crustaceana* 42: 1981–1982.
- Williams EH y Williams LB (2000) Experimental refutation of the ease of associate change by the spotted cleaner shrimp *Periclimenes yucatanicus* (Decapoda, Palaemonidae), new false coral associates for the Pedersoni cleaner shrimp, *P. pedersoni*, and general abundance associations for both shrimps. *Crustaceana* 73: 503–511.
- Wirtz P (2008) The Gulf of Guinea goby-shrimp symbiosis and review of goby-thalassinidean associations. Archipelago, *Life and Mar. Sci.* 25: 71-76.
- Wulff J (1997) Mutualisms among species of coral reef sponges. *Ecology* 70: 146–159.
- Zar JH (2010) Biostatistical Analysis. 5th Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. 944 pp.

9. Anexos.

Anexo 1 Generalidades.

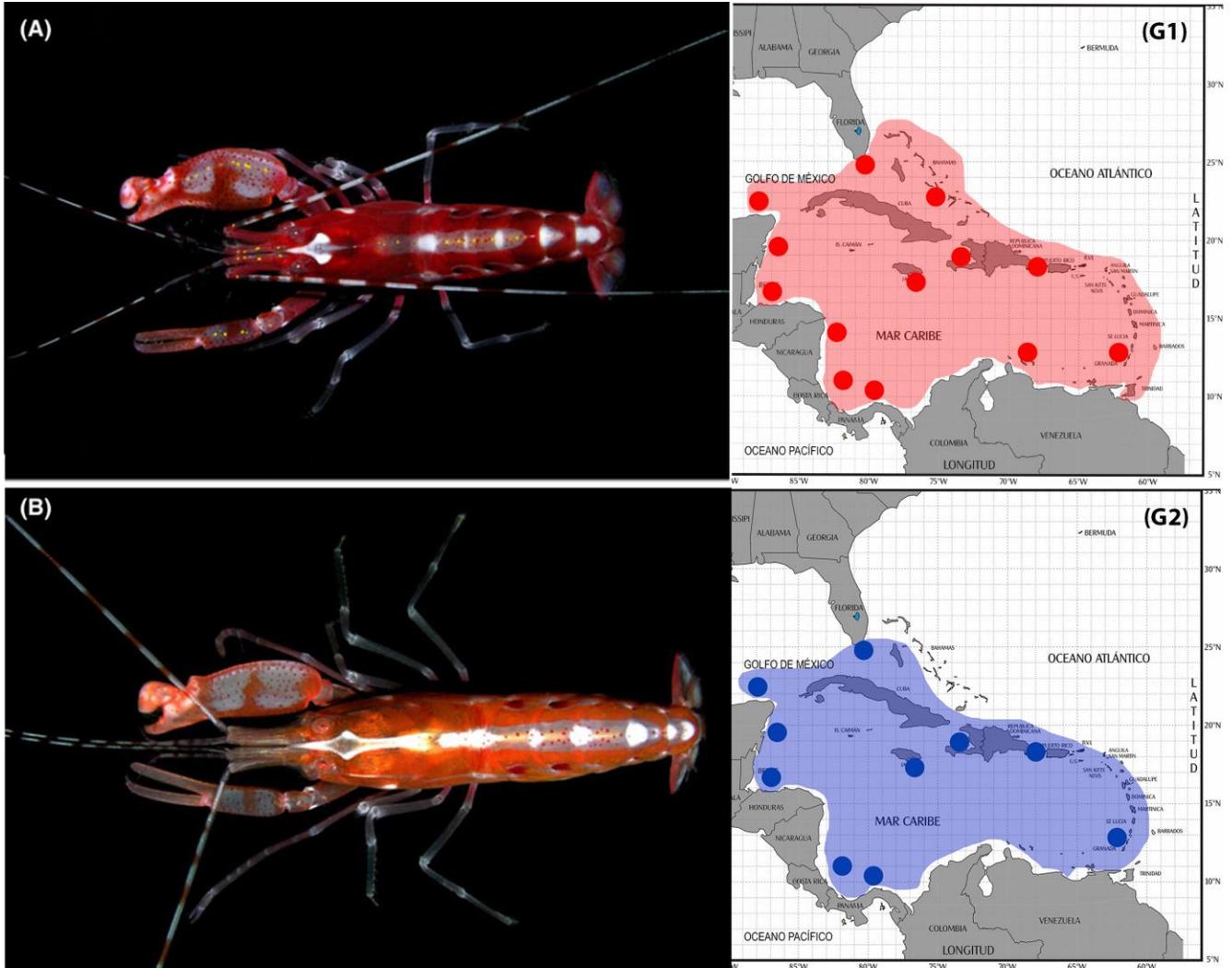


Figura 1. Apariencia general, patrones de color y distribución geográfica *Alpheus armatus* y *Alpheus immaculatus*. (A) *A. armatus*, (B) *A. immaculatus*. (G) Mapa de distribución de las cinco especies: *A. armatus* (G1), *A. immaculatus* (G2). Con información de (Hurt et al. 2013).

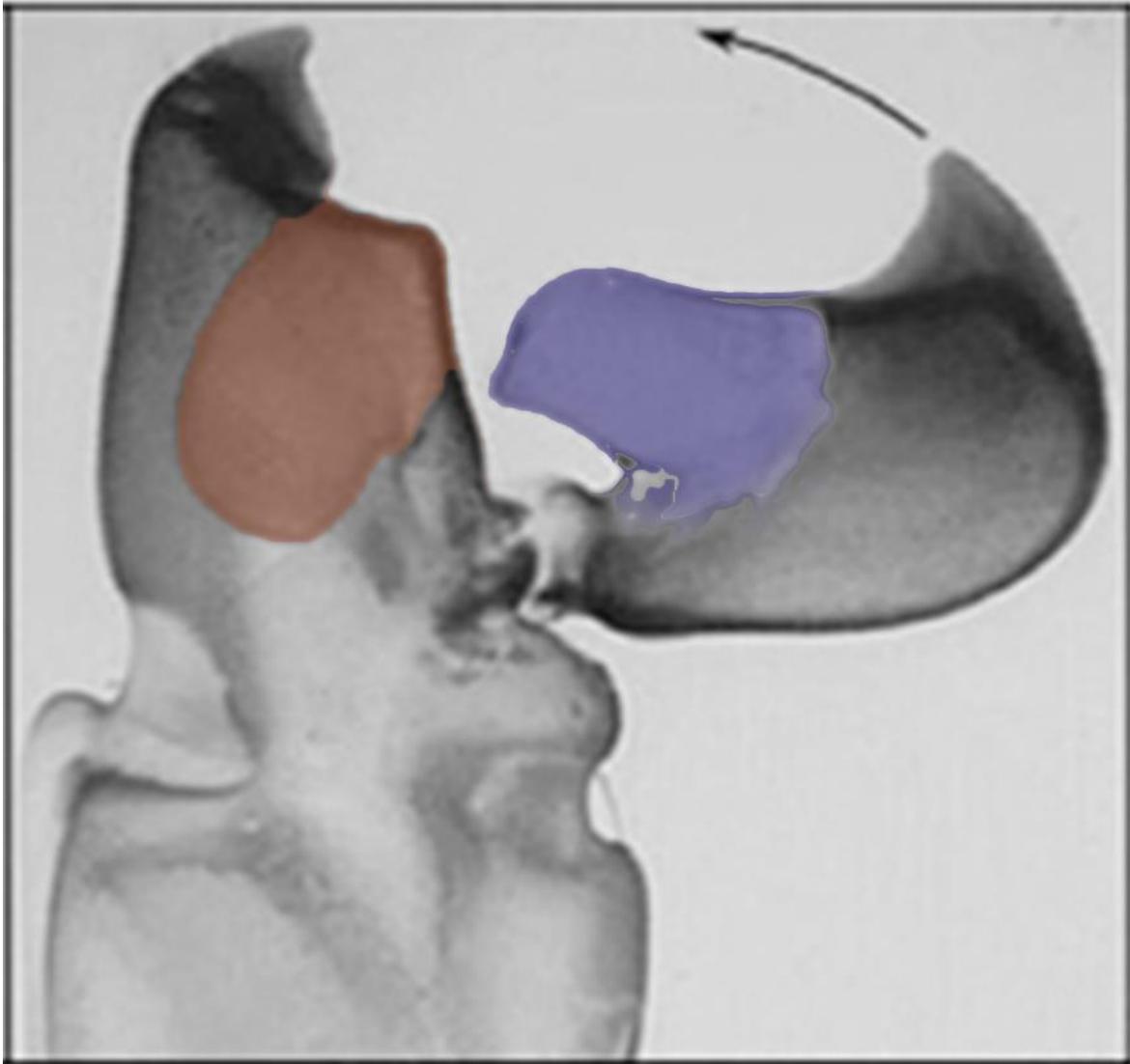


Figura 2. Primer plano de la quela mayor de *Alpheus sp.*, esta tiene un émbolo (azul) que se inserta en el zócalo (naranja) y provoca el disparo de un chorro de agua a alta velocidad (Versluis *et al.* 2000).

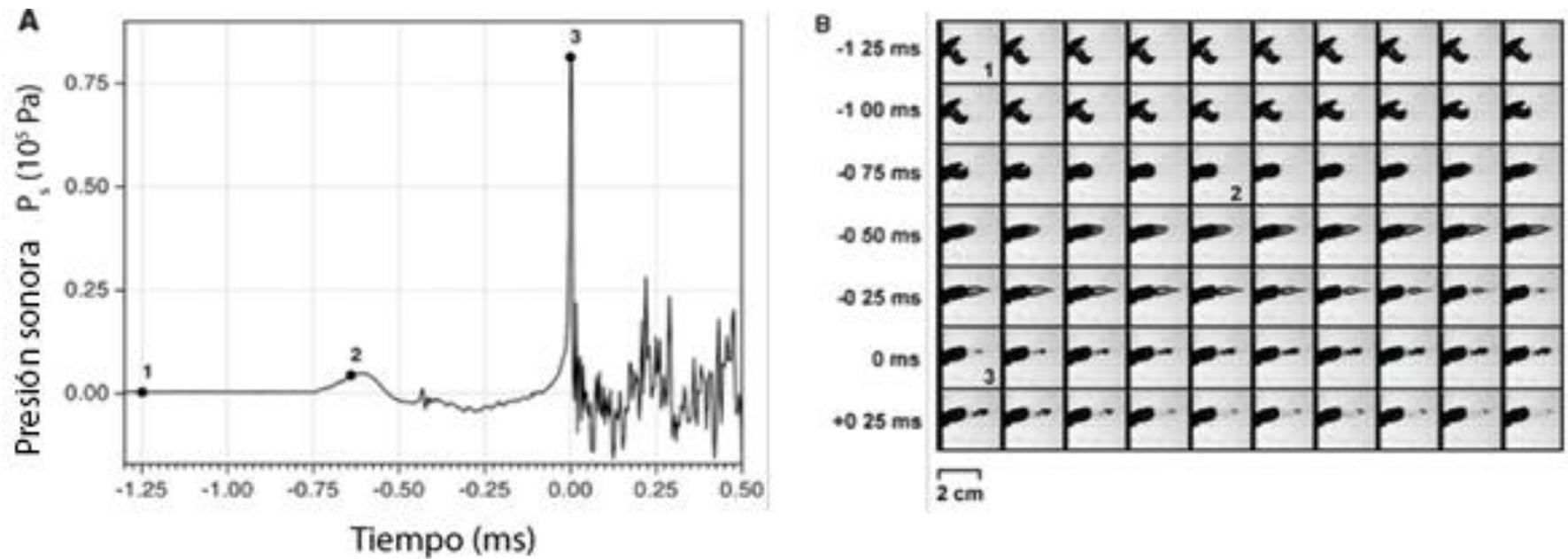


Figura 3. Señal de hidrófono del chasquido de *Alpheus heterochaelis*. El número de cada punto corresponde a los frames en (B). El pequeño pico en $t = -45$ coincide con el impacto del émbolo en el zócalo formando un chorro de agua a alta presión. El pico en $t = 0$ coincide con la señal captado por el hidrófono al colapsar la pequeña burbuja de cavitación formada bajo la quela. (B) Secuencia de imágenes tomada en alta velocidad, se muestra la quela chasqueadora tomada en intervalos de $25\mu\text{s}$ ($40,500\text{ fps}$). Cada número corresponde al tiempo en la señal del hidrófono (A). La quela se encuentra totalmente colapsada, frame 2, $650\mu\text{s}$, antes del colapso de la burbuja de cavitación, y no se tiene registro del chasquido aun (Versluis *et al.* 2000).

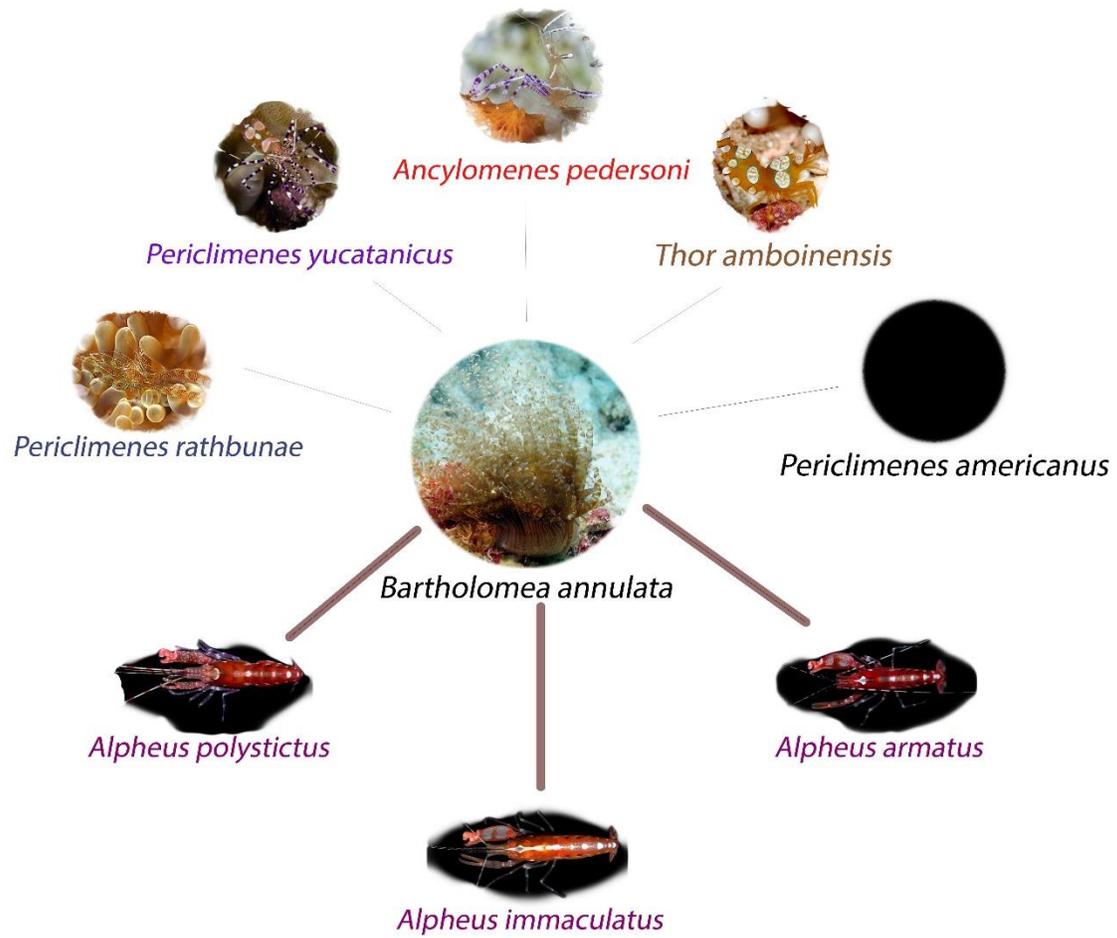


Figura 4. Relaciones simbióticas de camarones presentes en *Bartholomea annulata*, tres especies del complejo de especies *Alpheus armatu* son simbiositas obligado de esta anémoma. Figura realizada con información de Silbiger y Childress (2008).

Anexo 2 Método.

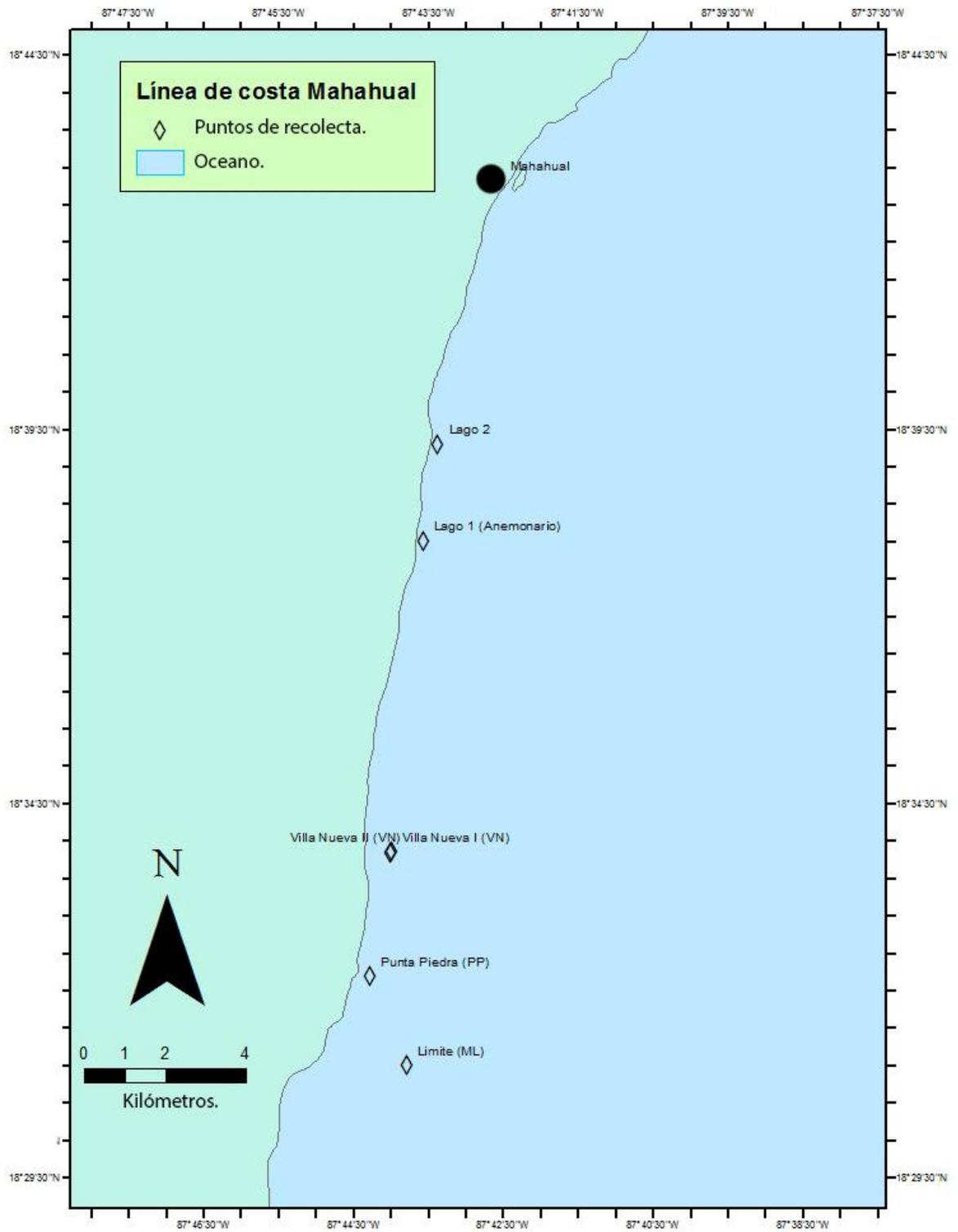


Figura 5 Mapa: zonas de recolecta.

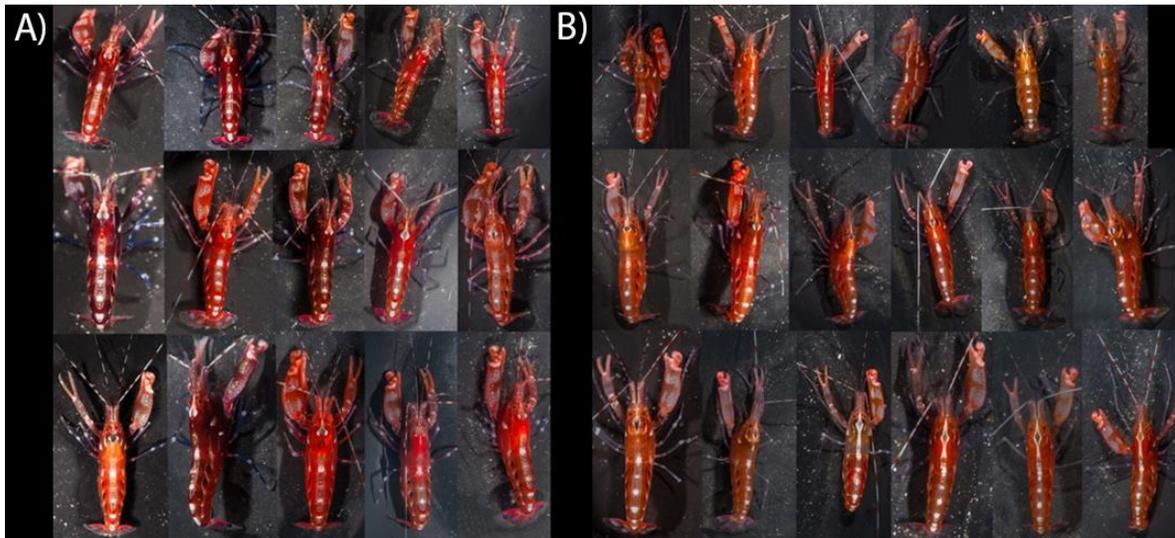


Figura 6. Alféidos recolectados. A) *Alpheus armatus*. B) *Alpheus immaculatus*.

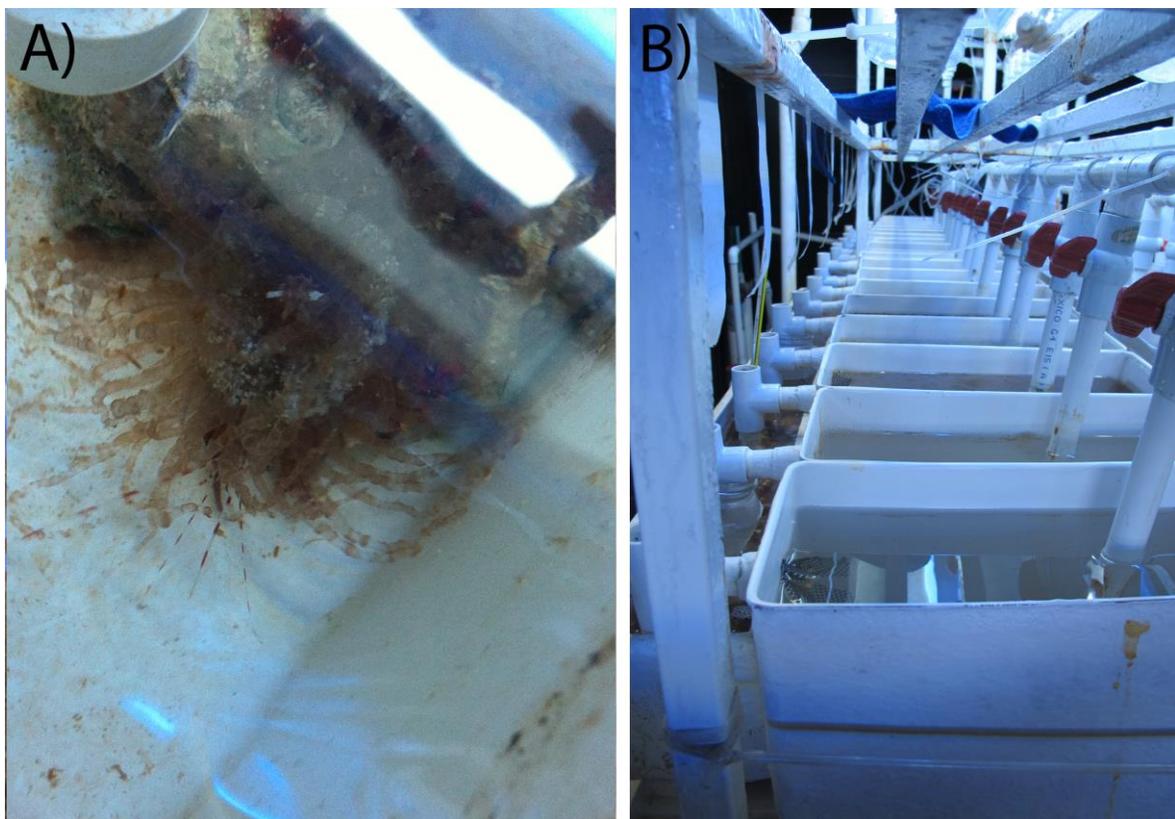


Figura 7. Sistema de mantenimiento de organismos, A) estanque individual, en cada uno se colocaron una roca una anémona fija y una pareja de alféidos. B) Acomodo de los 18 acuarios de mantenimiento.

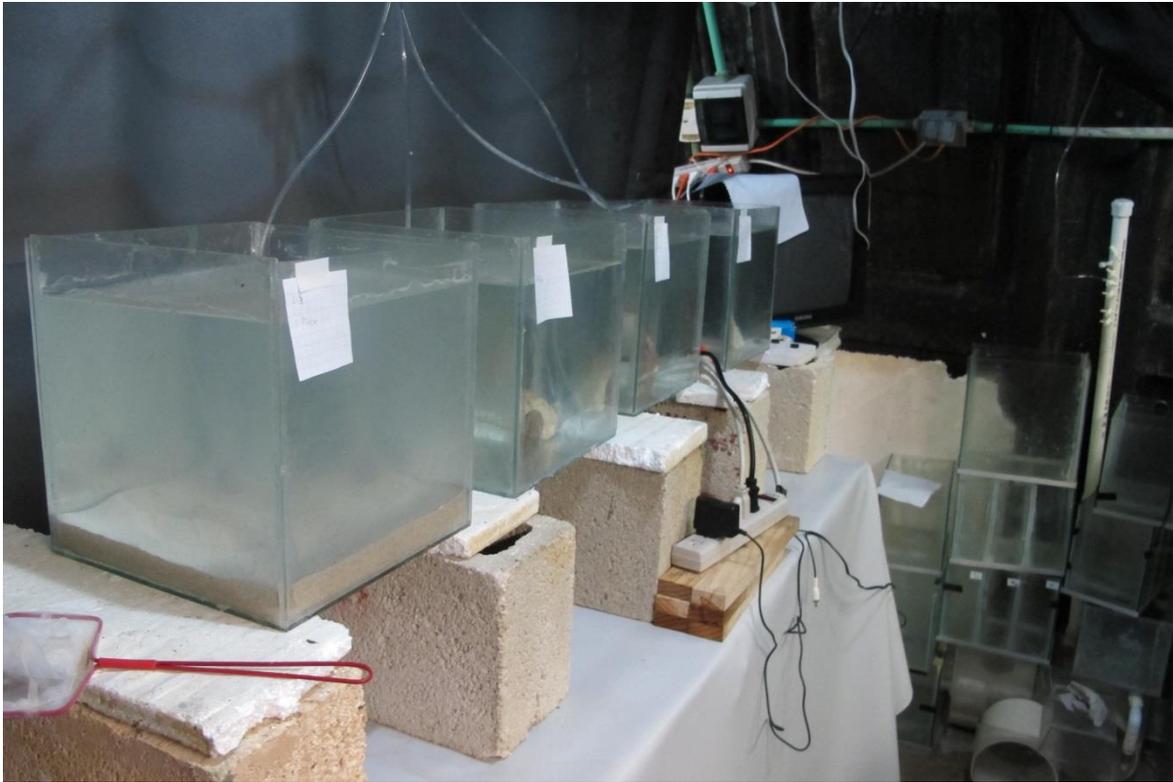


Figura 8. Set de filmación, los cuatro acuarios se levantaron para poder filmar por abajo y de frente.

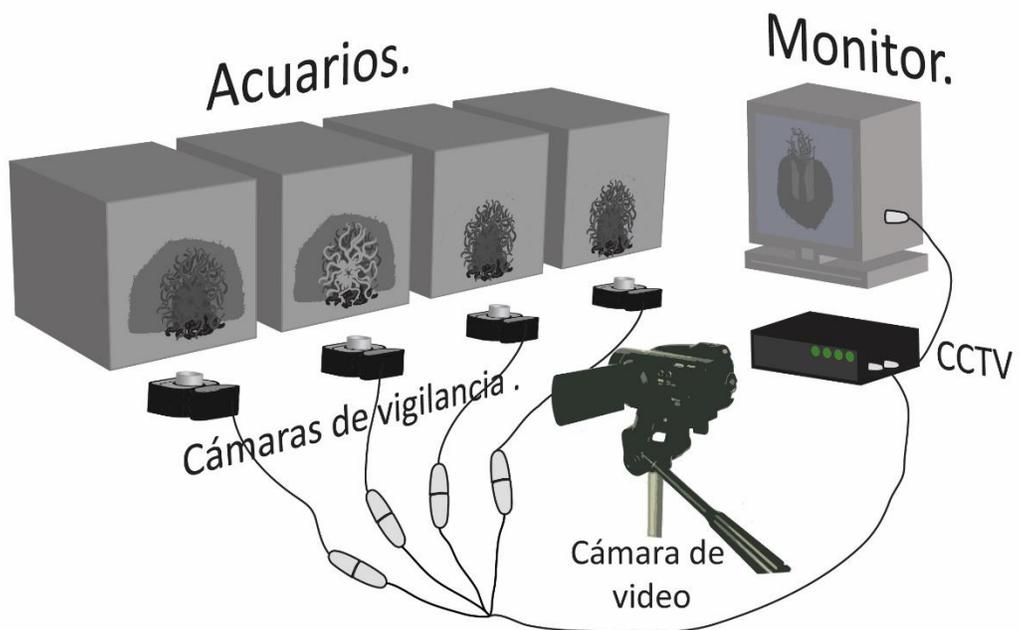


Figura 9. Esquema del Set de filmación.

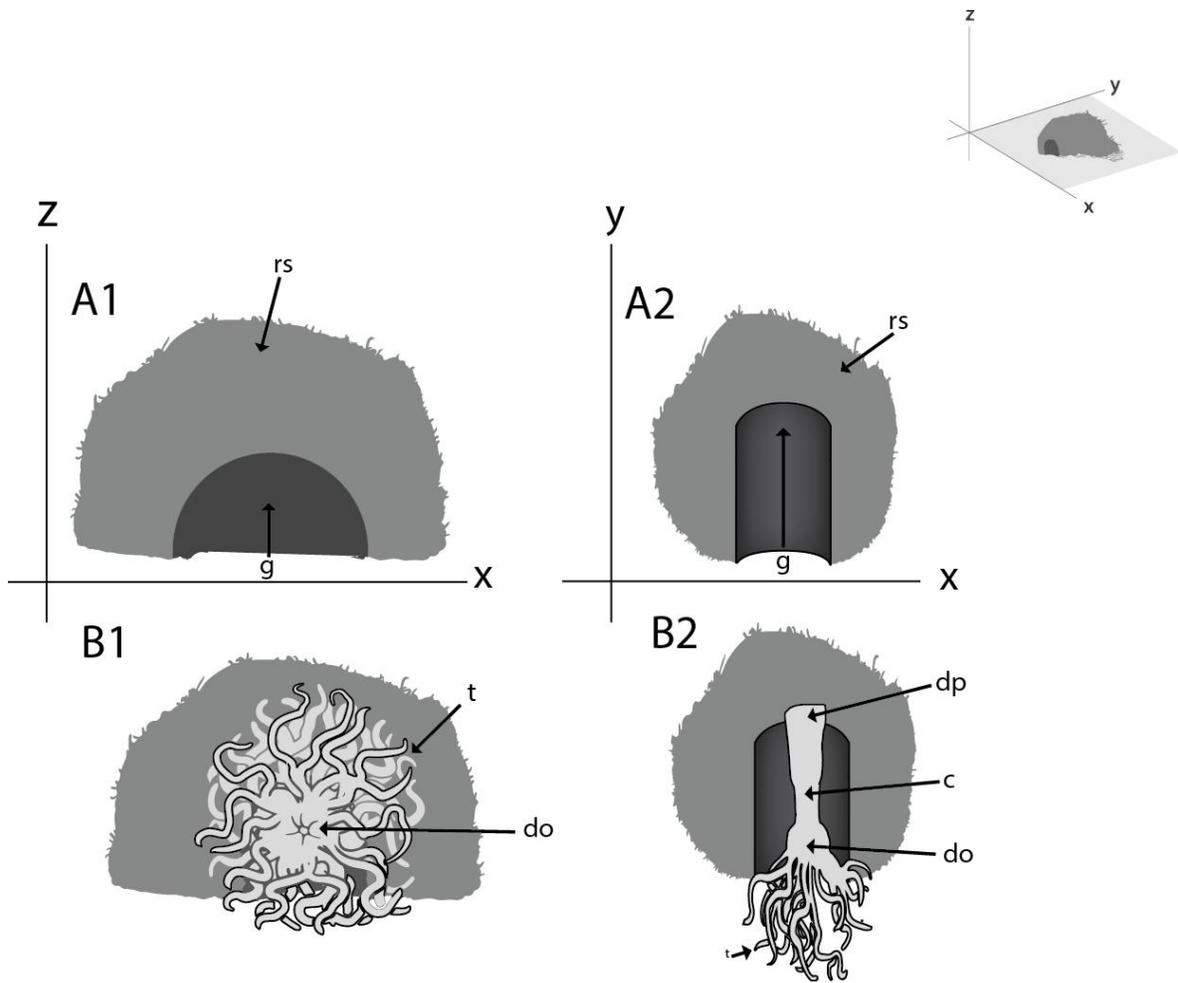


Figura 10. Esquemas de refugios sólidos. Esquina superior derecha vista en perspectiva. A1) Refugio sólido (rs) en vista frontal, la galería (g) tiene forma de medio círculo. A2) Refugio vista inferior, la galería (g) no atraviesa toda la madriguera, forma una cueva que simula un refugio. B1) vista frontal del refugio con la anémona fija, los tentáculos (t), el disco oral (do) y parte de la columna quedan expuestos cuando la anémona está totalmente extendida. B2) el disco pedal (dp) se encuentra en la zona más alejada a la entrada de la galería (g) para provocar que la anémona extienda toda la columna (c) para salir de la galería.



Figura 11. Acuario de filmación, anémona *B. annulata* anclada a su refugio (rs). La madriguera está cubierta con arena dejando el disco oral (do) y los tentáculos (t) de la anémona fuera de la madriguera.

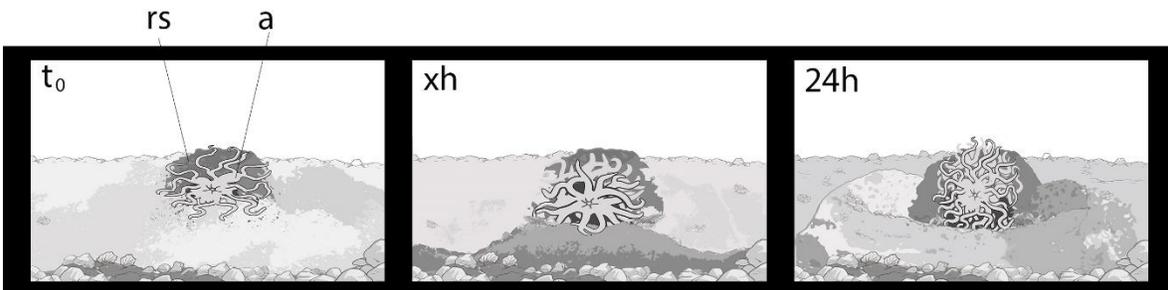
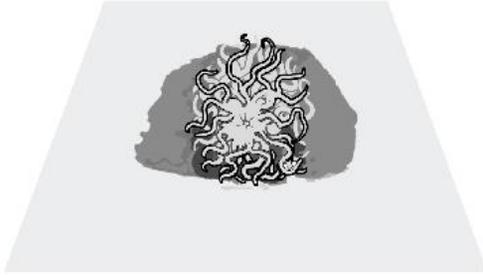
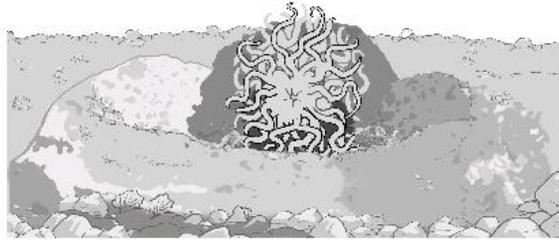


Figura 12. Esquema de la posible dinámica en la madriguera de *A. armatus* durante un día (24h). En el t_0 se esquematiza la madriguera (rs) de la anémona (a) cubierta con sedimento. Después de algún tiempo (xh) el sedimento empieza a ser removido por acción de los alféidos. Luego de 24h la madriguera de los camarones está totalmente limpia dejando libre de sedimento la madriguera de *B. annulata*.

Vacío



Con camarón + arena



Sin camarón + arena

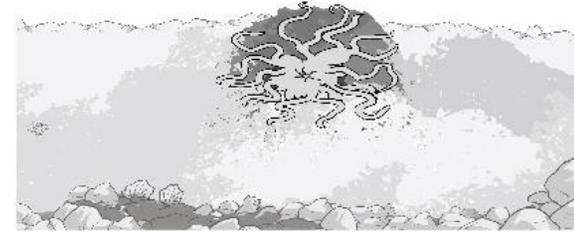


Figura 13. Esquema de los tratamientos realizados en laboratorio. vacío, la anémona y su refugio solido se puso en un acuario sin rastro alguno de sedimento. Con camarón + arena, la anémona se soterró y se tenía una pareja de alféidos en el acuario. Sin camarón + arena, la anémona se soterró con arena y no se tenía pareja de alféidos en el acuario.

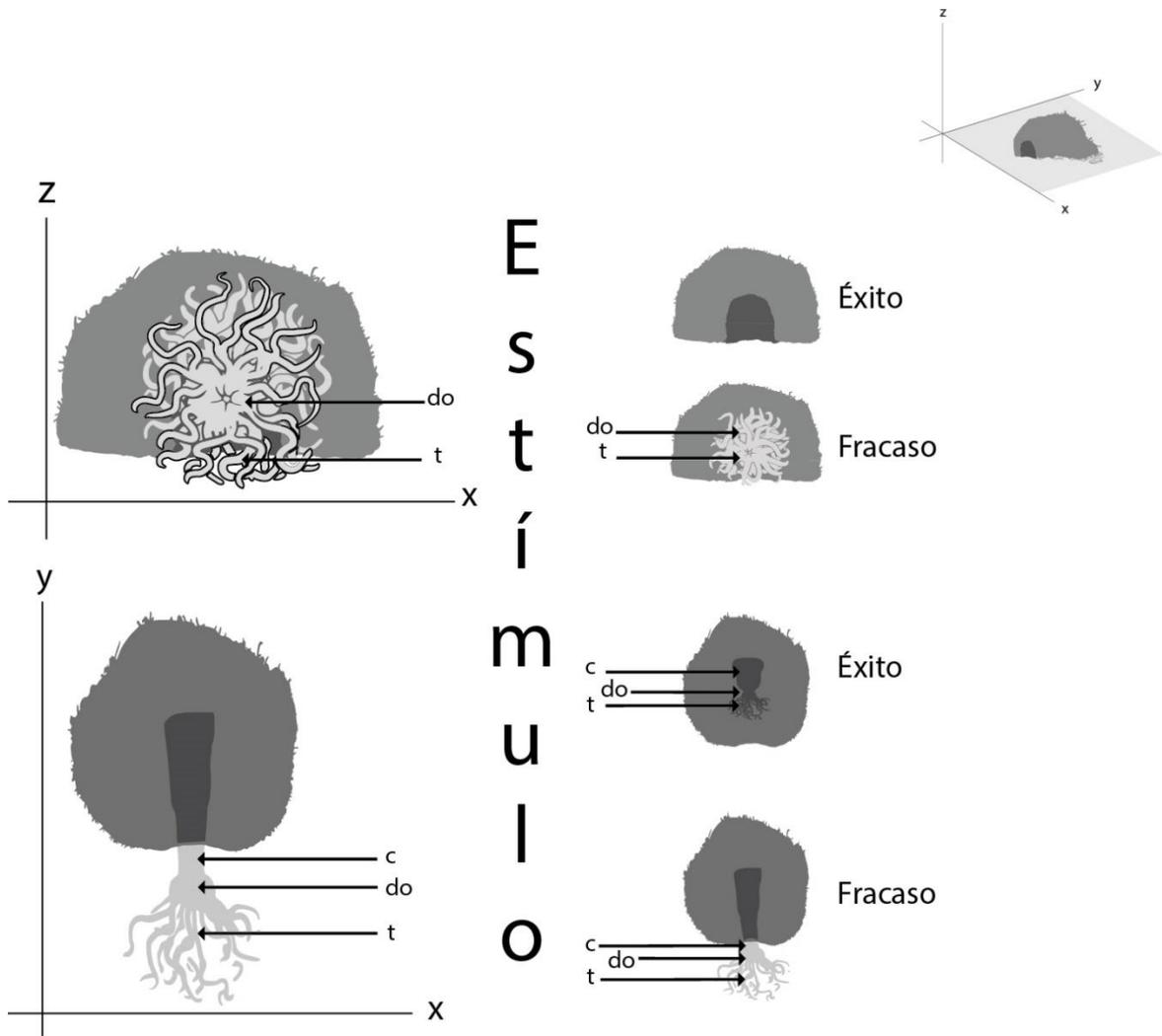


Figura 14. Criterio para determinar éxito/fracaso defensivo en la conducta de la anémona. Esquina superior derecha vista en perspectiva. *Bartholomea annulata* tiene que ser capaz de contraer dentro de la madriguera el disco oral (do) y columna (c), para ser considerado éxito defensivo, si alguno de estas dos estructuras queda expuesta se considera fracaso defensivo.

Tratamiento. $n=a$

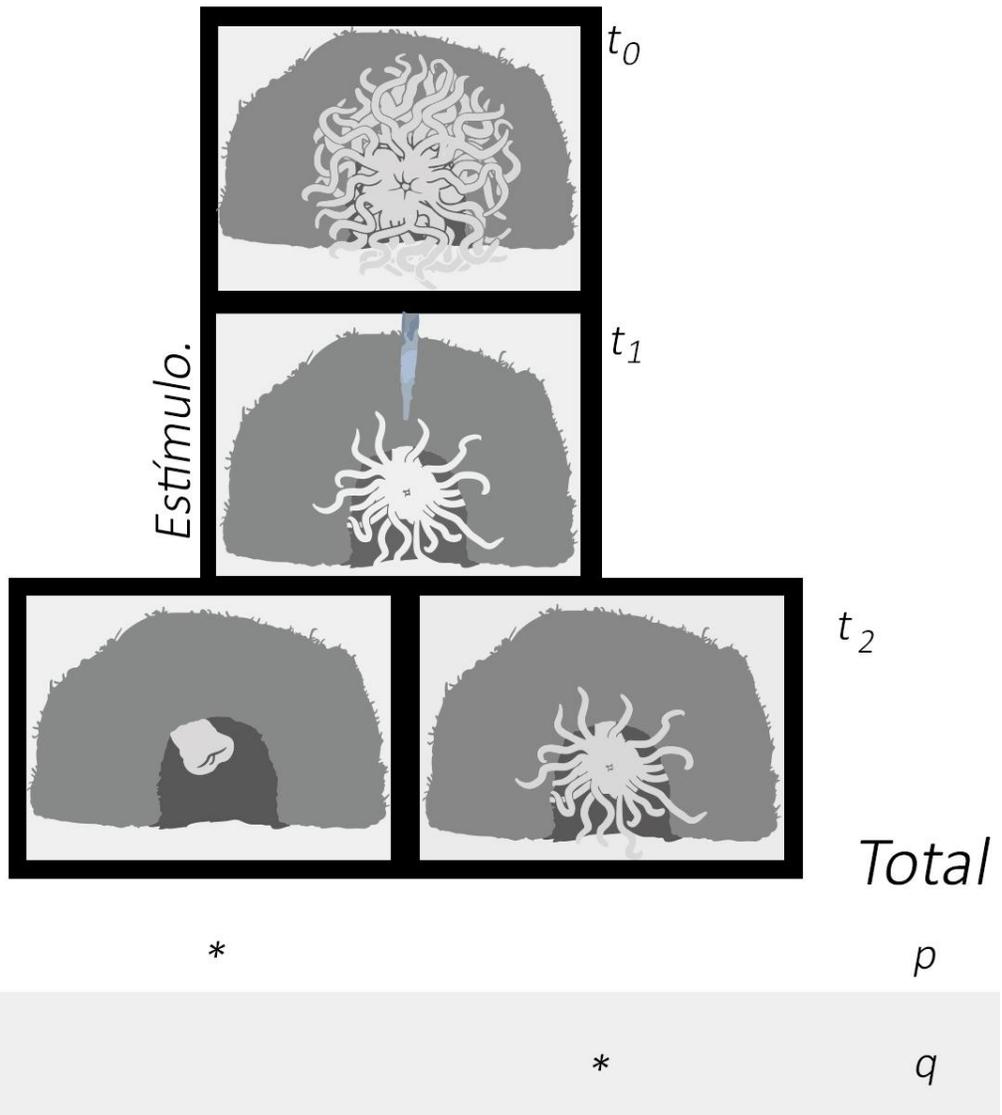


Figura 15. Proceso de contracción en *B. annulata*. El t_0 corresponde al momento antes de disparar el chorro de agua, los tiempos t_1 corresponden a la contracción de la anémona, y el t_2 es el momento después de dar el estímulo.

Anexo 3 Resultados.

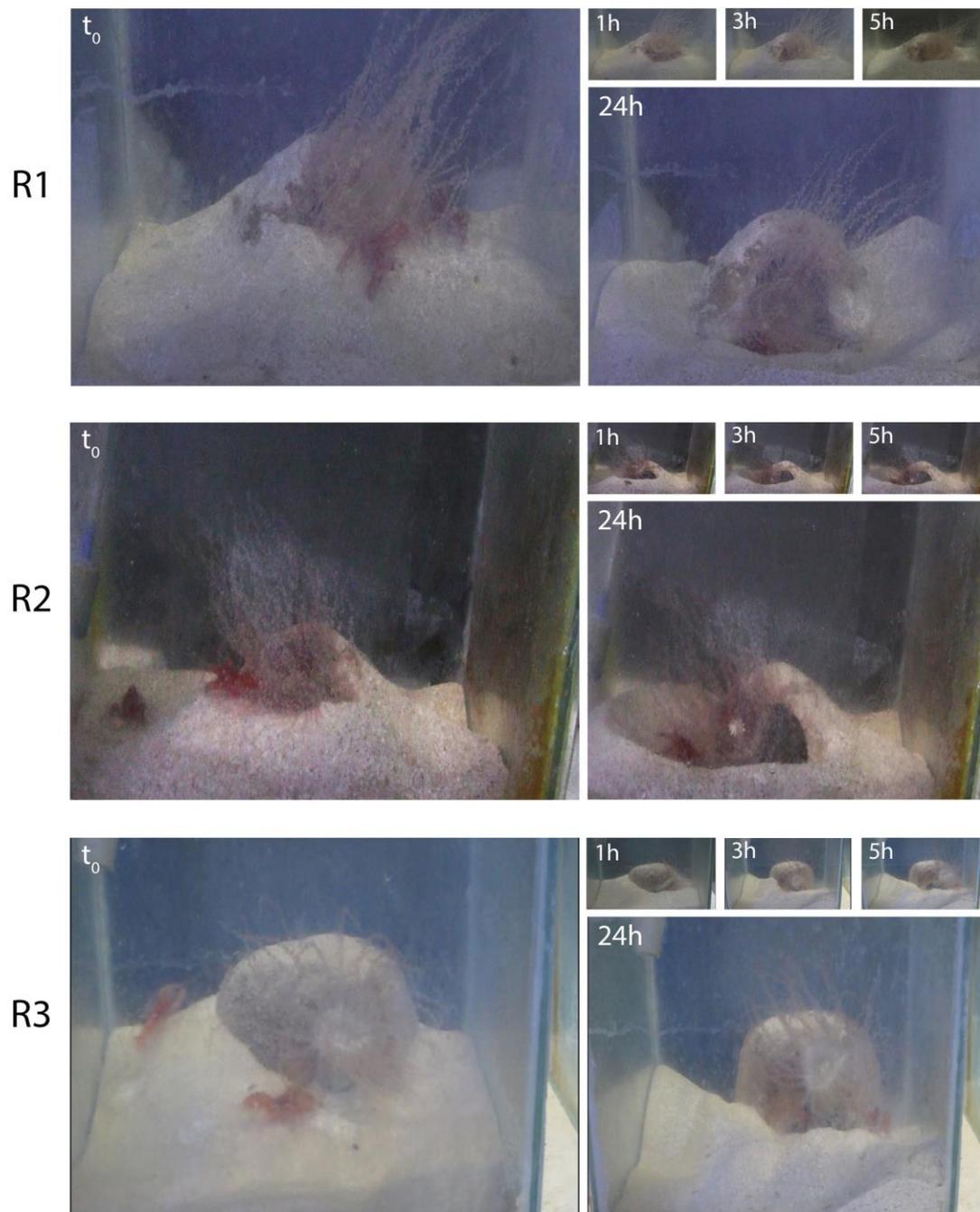


Figura 16. Dinámica en la formación de la madriguera por la remoción de sedimento de *Alpheus armatus* o *Alpheus immaculatus*. Durante las primeras cinco horas los alféidos remueven la mayor cantidad de sedimento alrededor de la anémona.

Figura 16. (Continuación). Dinámica en la formación de la madriguera por la remoción de sedimento de *Alpheus armatus* o *Alpheus immaculatus*.

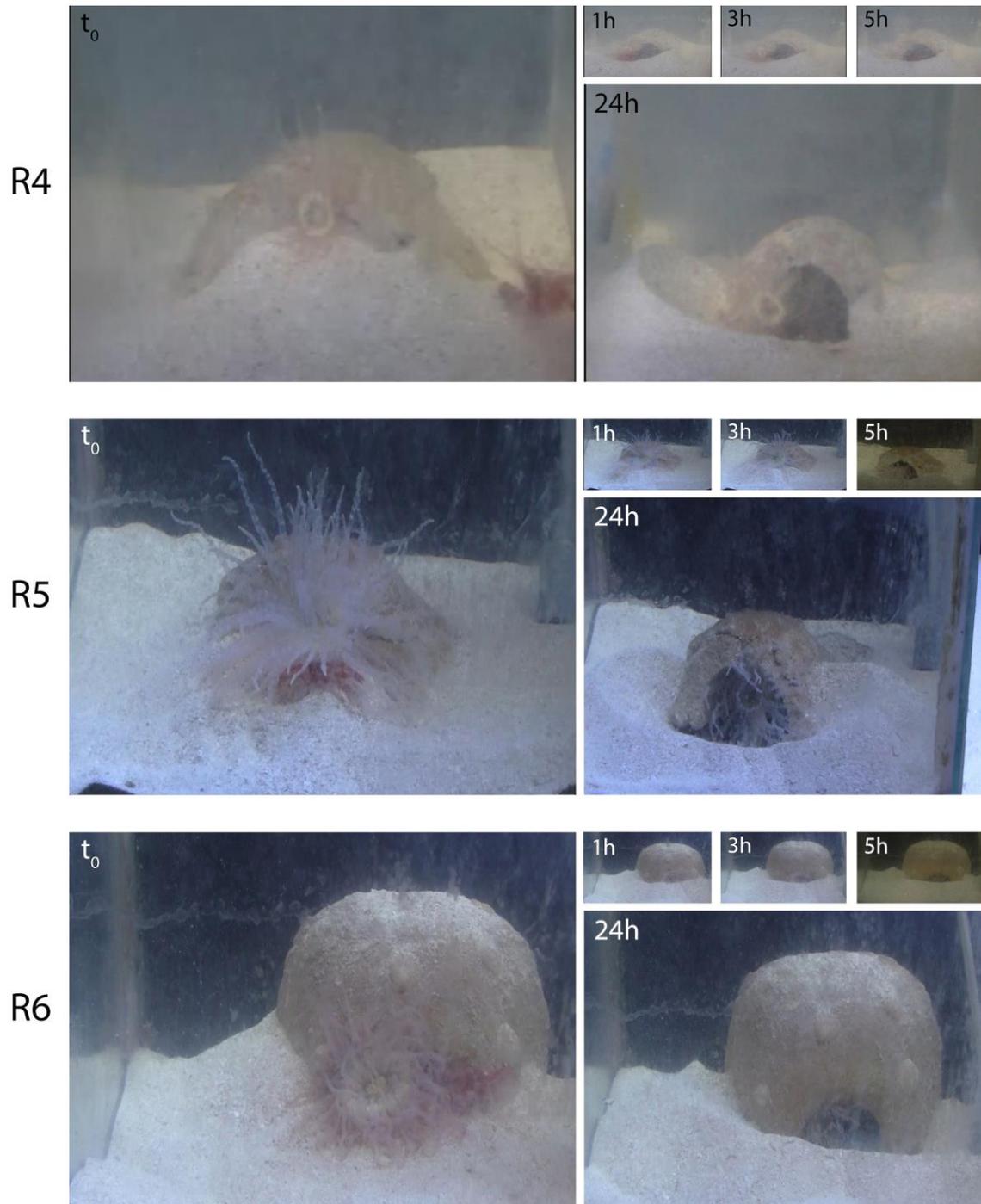


Figura 16. (Continuación). Dinámica en la formación de la madriguera por la remoción de sedimento de *Alpheus armatus* o *Alpheus immaculatus*.

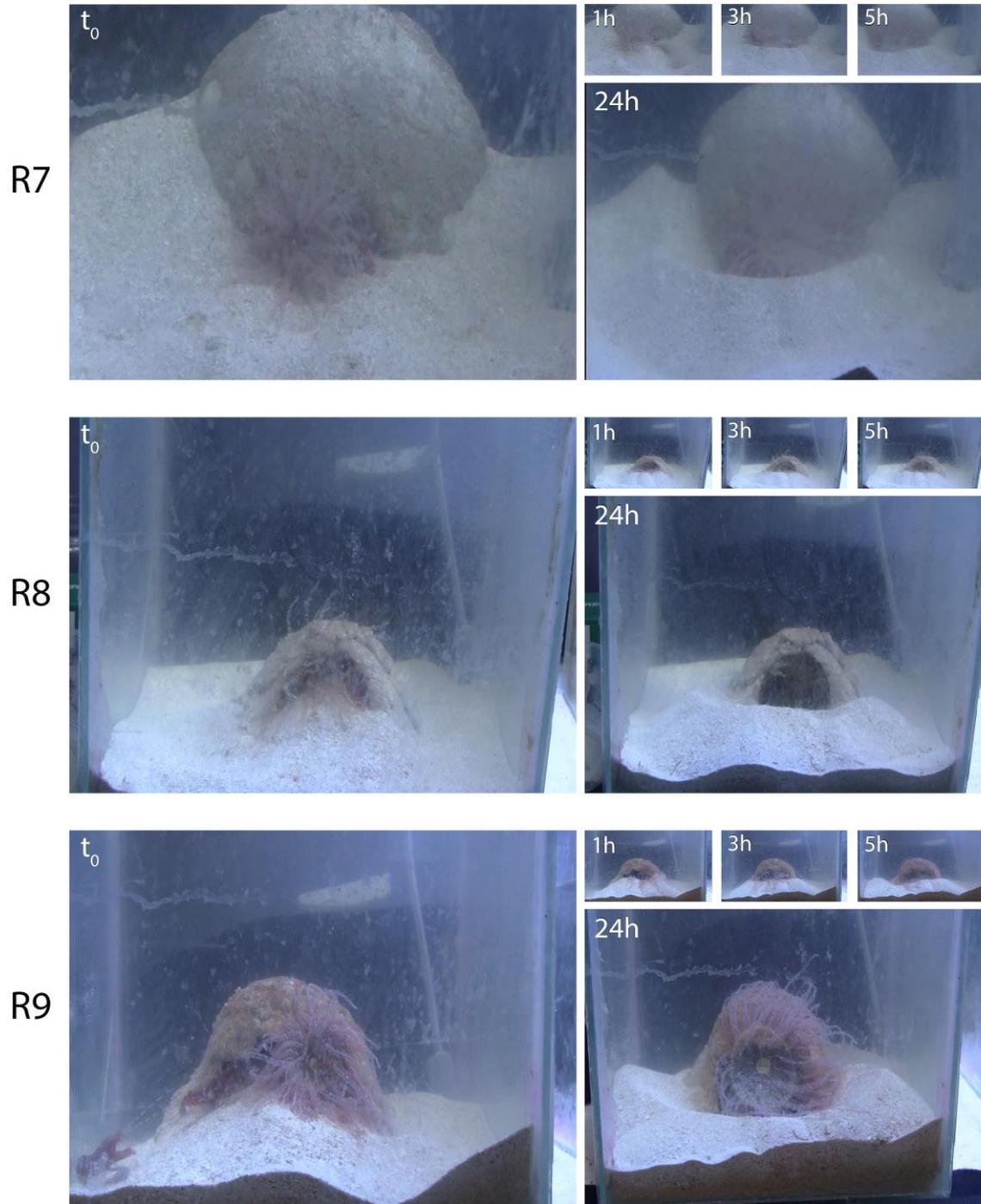
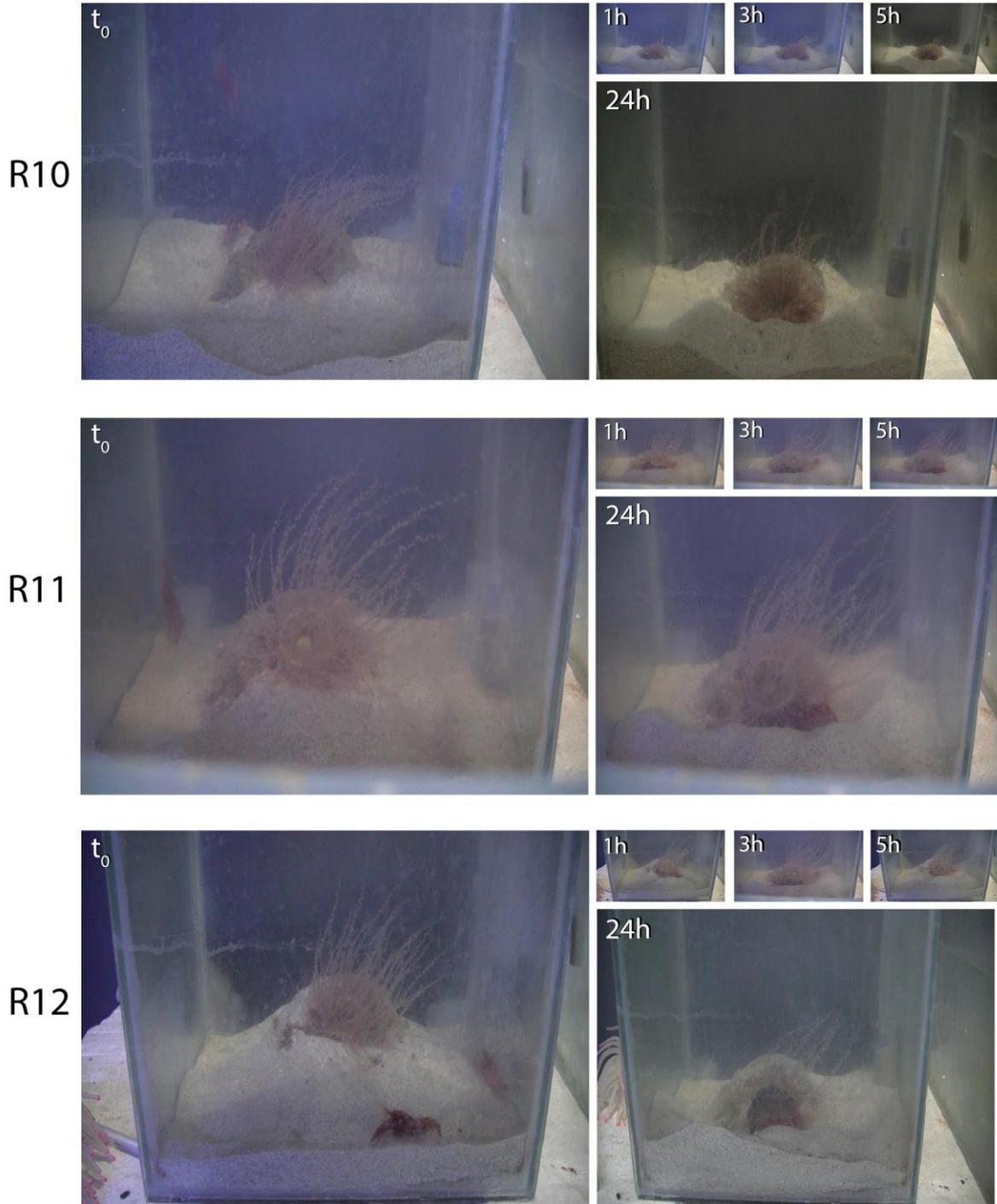
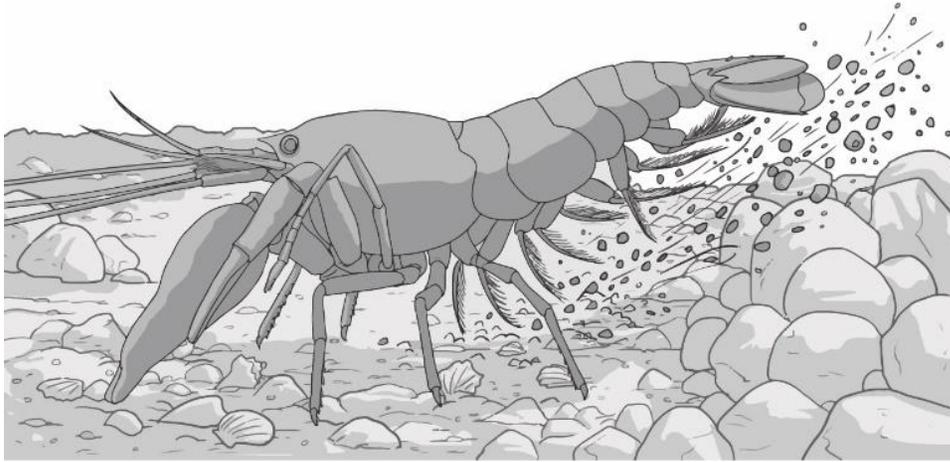


Figura 16. (Continuación). Dinámica en la formación de la madriguera por la remoción de sedimento de *Alpheus armatus* o *Alpheus immaculatus*.



A)



B)

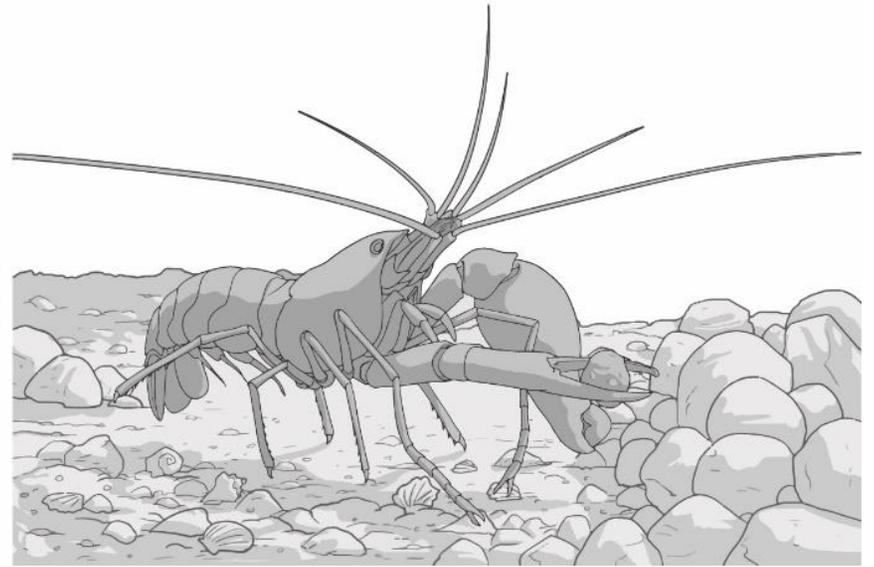


Figura 17. Conductas de limpieza *Alpheus sp.* A) El camarón utiliza los pleópodos para generar una corriente de agua generando una corriente de agua antero-posteriormente con la que remueve sedimento fino. B) El primer maxilipedo menor es utilizada para manipular objetos más grandes, como presas y sedimento grueso.



Figura 18. Secuencia de estímulos por anémona (Con camarón + arena). El t_0 es el momento antes del estímulo, t_1 corresponden al momento del estímulo, t_4 resultado del tratamiento. Éxito/Fracaso = 8/1, n=9.

Sin camarón +Arena. n=8

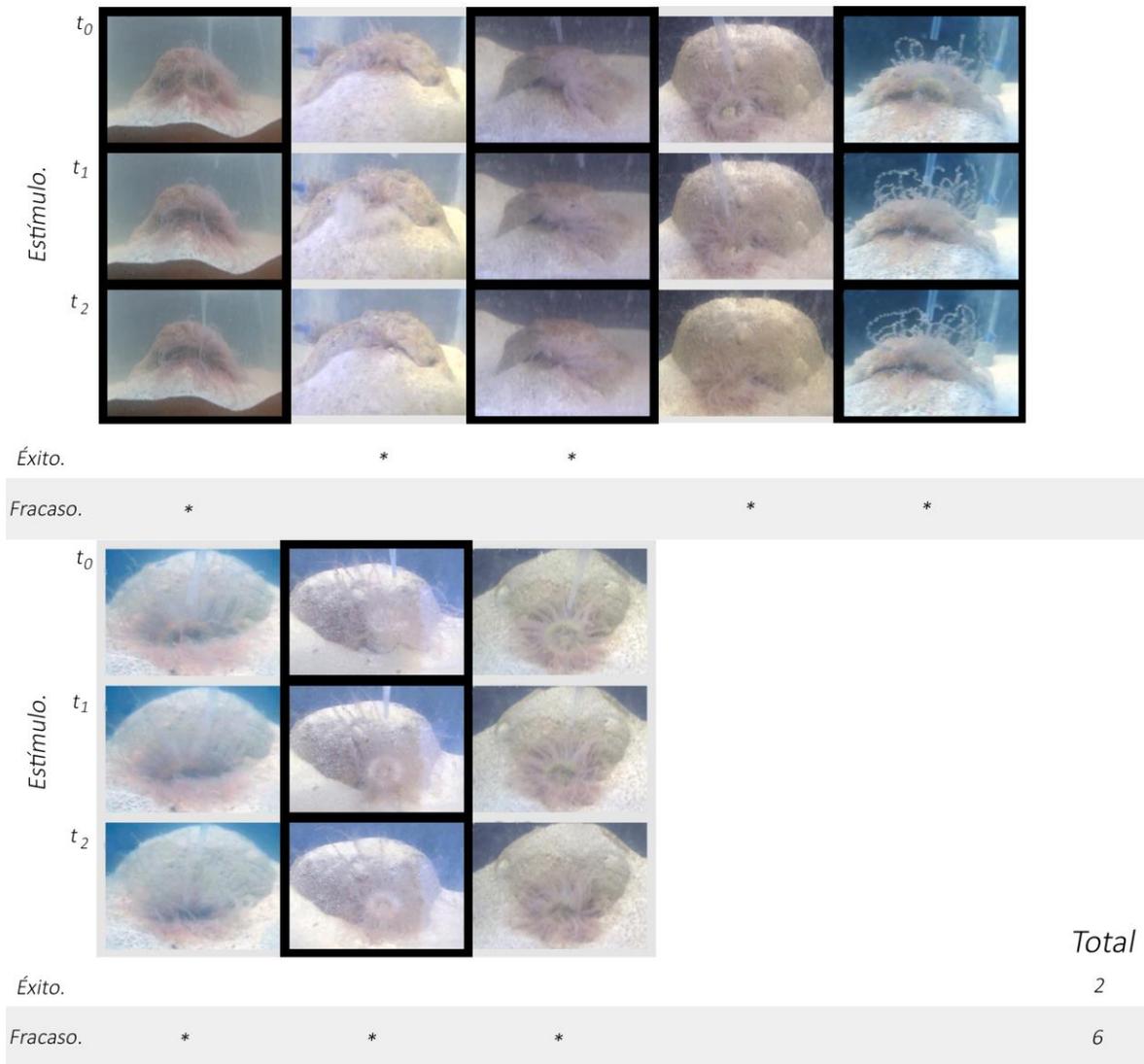


Figura 19. Secuencia de estímulos por anémona (Sin camarón + arena). El t_0 es el momento antes del estímulo, t_1 corresponden al momento del estímulo, t_2 resultado del tratamiento. Éxito/Fracaso = 2/6, n=8.

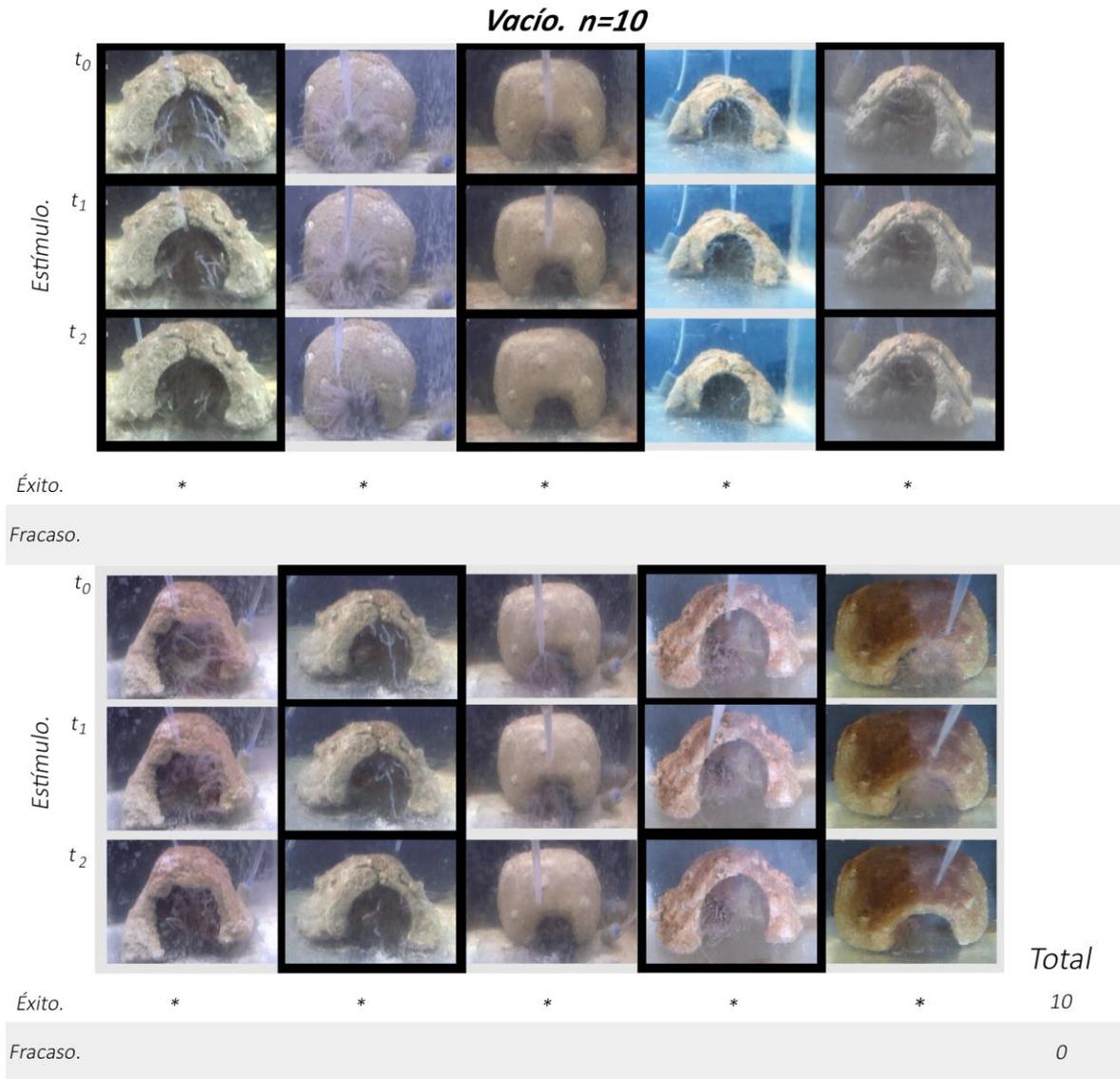


Figura 20. Secuencia de estímulos por anémona (vacío). El t_0 es el momento antes del estímulo, t_1 corresponden al momento del estímulo, t_2 resultado del tratamiento. Éxito/Fracaso = 10/0, n=10.

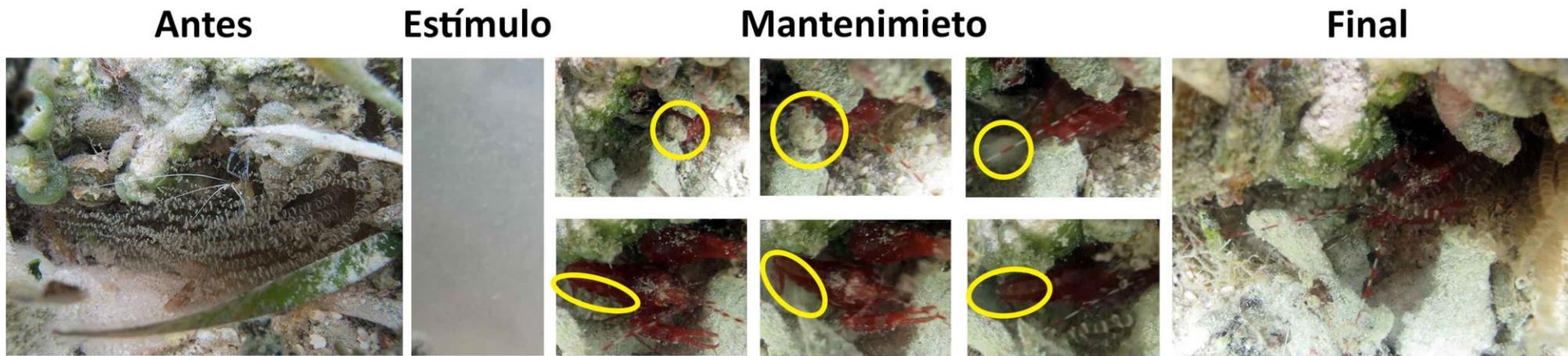


Figura 21. Remoción de sedimento por parte de *Alpheus sp.*, antes, durante y después de ser soterrada el refugio con sedimento. **Antes)** imagen de la madriguera como se encontró en campo. **Estímulo)** Se soterró manualmente la madriguera de *Alpheus sp.* **Mantenimiento)** Conductas de limpieza por parte de los camarones. Secuencia superior, el proceso de remoción de sedimento utiliza la quela menor para manipular objetos grandes. Secuencia inferior, los alpheidos utilizan los pleópodos para generar una corriente de agua en dirección a la zona caudal del animal, esta corriente remueve sedimento más fino, pero en mayor cantidad. **Final)** Refugio después de 30 minutos de observación.

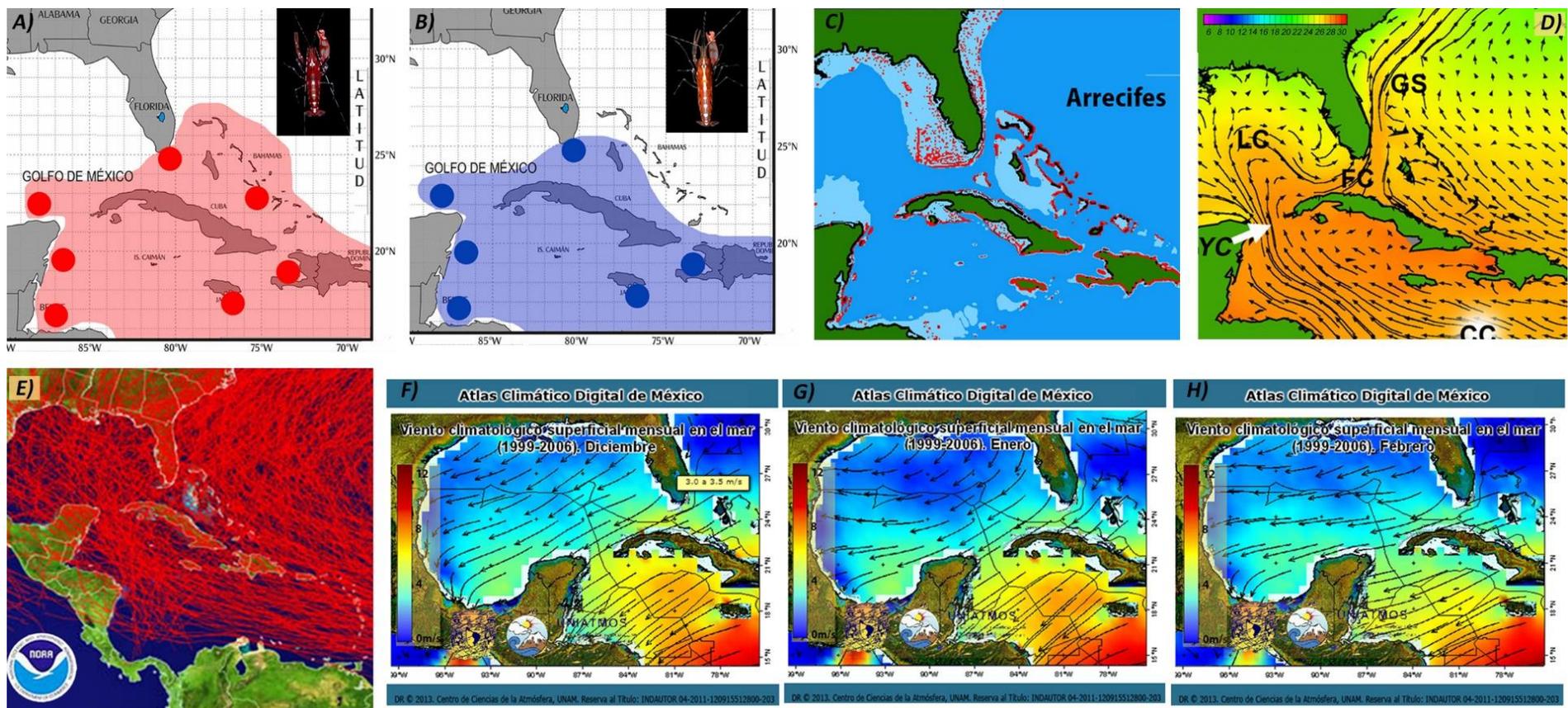
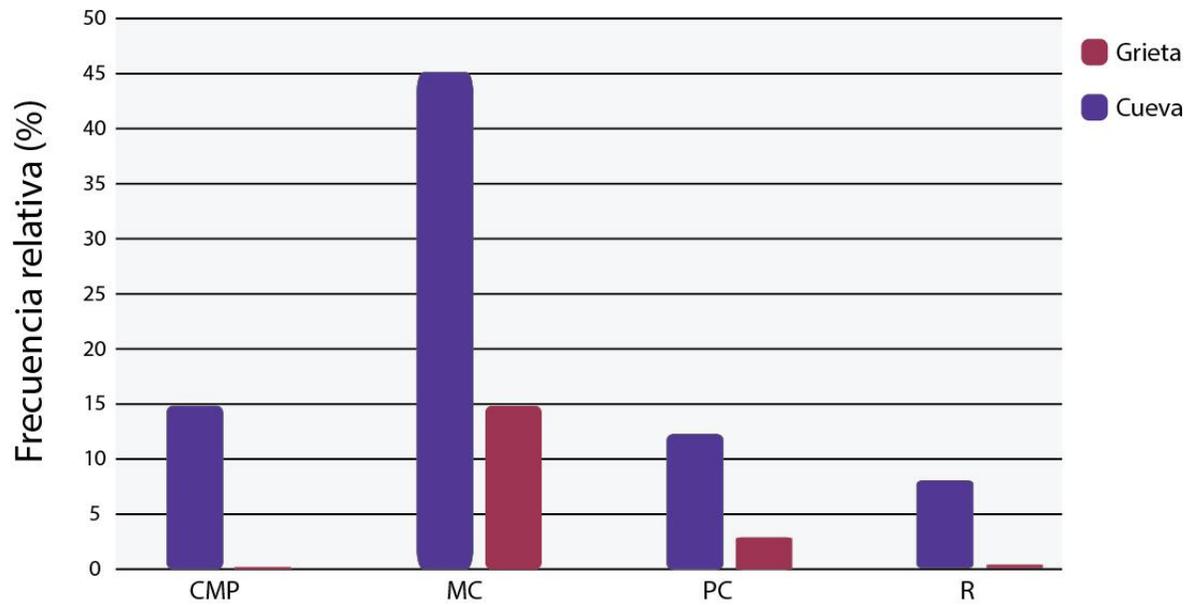


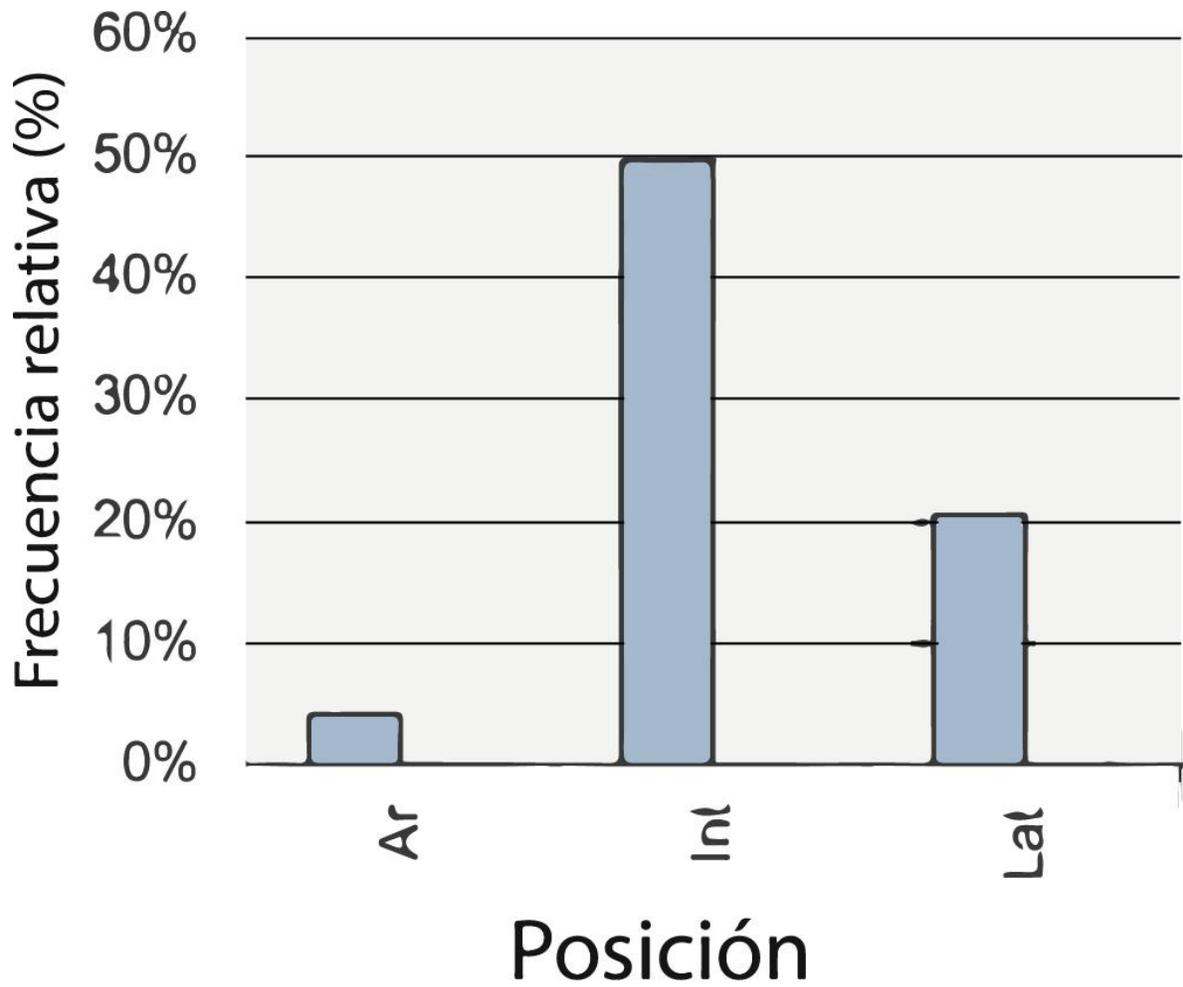
Figura 22. Mapas comparativos, A) y B) distribución de *Alpheus armatus* y *A. immaculatus* (Hurt *et al.* 2013). C) Arrecifes en parte del Caribe y sureste del Golfo de México. D) Promedio de corrientes superficiales del Caribe, YC= Canal de Yucatán, FC= Corriente de Florida, CC= Corriente de Caribe, LC= Corriente de Laso, GS= Corriente del Golfo. E) Huracanes neo-tropicales que han impactado el Caribe desde 1850 (Robertson *et al.* 2015). F), G) y H) Promedio de cinco años (1999-2006), de viento superficial en el Caribe mexicano (UNIATMOS 2013).

Anexo 4 Gráficas y tablas.

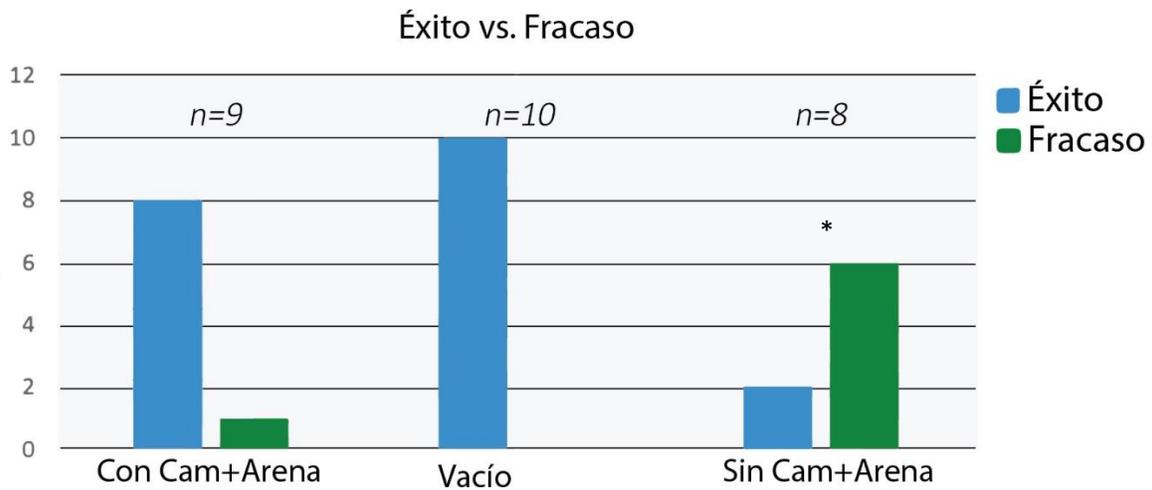
Bartholomea annulata



Gráfica 1. Frecuencia relativa de organismos observados (n= 982). Los microhábitats se dividieron en grieta y en cueva, se registró el sustrato a que se fijó la anémona. CMP= Coral Muerto/Pedacería, MC= Macizo Calcáreo, PC= Plataforma Calcárea, R= Roca. Con información de Campos-Salgado (2009).



Gráfica 2. Frecuencia relativa de posición que tienen *Bartholomea annulata* en el sustrato macizo calcáreo (n= 596), Ar=arriba, Int= Interfase, Lat= lateral. Modificado de Campos-Salgado (2009).



Gráfica 3. Frecuencia de Éxito/Fracaso defensivo en los tres tratamientos. Con $p < 0.01$, $\chi^2 = 15.34293$ la relación de éxito/fracaso es estadísticamente menor en el tratamiento Sin Cam + Arena que en los otros dos.

Tabla 1. Resumen de especies de camarón que presentan alguna interacción en el Atlántico Norte y Mar Caribe. Modificado y actualizado de Silbiger y Childress (2008)

Especie de camarón huésped.	Especie hospedera.	Región geográfica	Localidad	Referencia
<i>Alpheus armatus</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	Antillas Mayores.	Bahía Caracol, Haití.	Knowlton y Keller 1983; McCammon y Brooks 2014. Knowlton y Keller, 1983; McCammon y Brooks 2014. Knowlton y Keller 1983; McCammon y Brooks 2014. Knowlton y Keller 1983; McCammon y Brooks, 2014.
		Antillas Mayores.	Bahía Discovery, Jamaica.	
		Panamá.	Panamá.	
		Archipiélago de Islas Vírgenes.	Islas Vírgenes EE.UU.	
<i>Alpheus immaculatus</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	Antillas Mayores.	Bahía Discovery, Jamaica.	Knowlton y Keller 1983; McCammon y Brooks 2014. Knowlton y Keller 1983; McCammon y Brooks 2014.
		Antillas Mayores.	Bahía Caracol, Haití.	
<i>Alpheus polystictus</i> <i>Ancylomenes pedersoni</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	Antillas Mayores.	Bahía Discovery, Jamaica.	Criales 1984. Spotte 1995. Limbaugh <i>et al.</i> 1961. Mahnek 1972. Chase 1972. Criales y Corredor 1977. Criales 1984. Spotte <i>et al.</i> 1991. Spotte <i>et al.</i> 1991. Mihalik 1989; Gwaltney y Brooks 1994. Wicksten 1995. Criales 1984.
	<i>Aiptasia pallida</i>	Colombia.	Santa Marta.	
	<i>Antipathes pennacea</i>	Antillas Menores.	Bonaire, Antillas Holandesa.	
	<i>Bartholomea annulata</i>	Bahamas.	Bahamas.	
		Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. John, Islas Vírgenes EE.UU.	
		Antillas Menores.	Antigua.	
		Antillas Menores.	St Vicente.	
		Colombia.	Santa Marta.	
		Bahamas.	Pine Cay, Islas Turkas y Caicos.	
		Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. Tomas, Islas Virginia EE.UU.	
	Florida.	Summerland Key.		
<i>Bunodosoma granulifer</i>		Antillas Menores.	Bonaire, Antillas Holandesa.	
		Colombia.	Santa Marta.	

	<i>Cassiopea xamachana</i>	Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
	<i>Cerianthus sp.</i>	Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
	<i>Condylactis gigantea</i>	Antillas Menores. Bahamas. Florida.	St. Vicente. Pine Cay, Islas Turkas y Caicos. Long Key.	Criales y Corredor 1977. Spotte <i>et al.</i> 1991. Mihalik 1989; Gwaltney y Brooks 1994.
		Antillas Menores.	Bonaire, Antillas Holandesa.	Wicksten 1995.
	<i>Discosoma sanctithomae</i>	Bahamas.	Isla Lee Stoking.	Williams y Williams 2000.
	<i>Heteractis lucida</i>	Antillas Menores.	St. Vicente.	Criales y Corredor 1977.
	<i>Lebrunia danae</i>	Bahamas. Colombia. Bahamas.	Gran Bahamas. Santa Marta. Providenciales, Islas Turkas y Caicos.	Herrnkid <i>et al.</i> 1976. Criales 1984. Spotte <i>et al.</i> 1991.
	<i>Lima scabra</i>	Bahamas.	Exuma Cays.	Spotte 1995.
	<i>Ricordea florida</i>	Antillas Mayores.	La Parguera, Puerto Rico.	Williams y Williams 2000.
<i>Periclimenes americanus</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	México	Mahauai, Quintana Roo	Román-Contreras y Martínez-Mayén 2010.
<i>Periclimenes anthophilus</i>	<i>Actinia bermudensis</i>	Atlántico Norte.	Bermudas.	Holthuis y Eibl-Eibesfeldt 1964; Chase 1972.
	<i>Condylactis gigantea</i>	Atlántico Norte.	Bermudas.	Holthuis y Eibl-Eibesfeldt 1964; Chase 1972; Sargent y Wagenbch 1975; Nizinski 1989.
<i>Periclimenes rathbunae</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. John, Islas Vírgenes EE.UU.	Mahnek 1972.
	<i>Bunodosoma granulifer</i>	Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
	<i>Condylactis gigantea</i>	Colombia. Bahamas. Antillas Menores.	Santa Marta. Banco Caicos, Islas Turkas y Caicos. Bonaire, Antillas Holandesa.	Criales 1984. Spotte <i>et al.</i> 1991. Spotte <i>et al.</i> 1991.

	<i>Eunicea tourneforti</i>	Antillas Menores.	Curacao, Antillas Holandesa.	Criales 1984.
	<i>Homostichanthus duerdeni</i>	Antillas Mayores.	Puerto Rico.	Mercado y Capriles 1982.
	<i>Lebrunia danae</i>	Bahamas.	Gran Bahamas.	Herrnkid <i>et al.</i> 1976.
	<i>Ricordea florida</i>	Belice.	Belice.	Ritson-Williams y Paul 2007.
	<i>Stichodactyla helianthus</i>	Antillas Menores.	Dominica.	Manning 1970.
		Antillas Mayores.	Puerto Rico.	Mercado y Capriles 1982.
		Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
		Bahamas.	Pine Cay, Islas Turkas y Caicos.	Spotte <i>et al.</i> 1991.
<i>Periclimenes yucatanicus</i>	<i>Aiptasia pallida</i>	Colombia.	Santa Marta.	Criales y Corredor 1977.
	<i>Bartholomea annulata</i>	Bahamas.	Bahamas.	Limbaugh <i>et al.</i> 1961.
		Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. John, Islas Vírgenes EE.UU.	Mahnek 1972.
		Antillas Menores.	St. Kitts, Antillas Holandesa.	Chase 1972.
		Colombia.	Santa Marta.	Criales y Corredor 1977.
		Antillas Menores.	St. Vicente.	Criales y Corredor 1977.
		Bahamas.	Pine Cay, Islas Turkas y Caicos.	Spotte <i>et al.</i> 1991.
		Florida.	Summerland Key.	Mihalik 1989; Gwaltney y Brook 1994.
	<i>Cassiopea sp.</i>	Antillas Menores.	Bonaire, Antillas Holandesa.	Wicksten 1995.
	<i>Cassiopea xamachana</i>	Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. John, Islas Vírgenes EE.UU.	Mahnek 1972.
	<i>Condylactis gigantea</i>	Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
		Bahamas.	Pine Cay, Islas Turkas y Caicos.	Limbaugh <i>et al.</i> 1961.
		Antillas Menores.	St. Vicente.	Criales y Corredor 1977.
		Colombia.	Santa Marta.	Criales 1984.
		Bahamas.	Pine Cay, Islas Turkas y Caicos.	Spotte <i>et al.</i> 1991.
		Florida.	Long Key.	Mihalik 1989; Gwaltney y Brook 1994.
	<i>Discosoma sanctithomae</i>	Antillas Menores.	Bonaire, Antillas Holandesa.	Wicksten 1995.
		Archipiélago de Islas Vírgenes.	St. Croix, Islas Vírgenes EE.UU.	Williams y Williams 1982, 2000.

		Panamá. Antillas Mayores. Antillas Menores.	Boca de Toro. República Dominicana. Martinique.	Ritson-Williams y Paul 2007. Williams <i>et al.</i> 1983. Spotte <i>et al.</i> 1991.
	<i>Lebrunia danae</i>	Bahamas. Colombia.	Gran Bahamas. Santa Marta.	Herrnkid <i>et al.</i> 1976. Crales 1984.
	<i>Rhodactis sanctithomae</i>	Archipiélago de Islas Vírgenes.	Islas Vírgenes EE.UU.	Williams y Williams 1982.
	<i>Ricordea florida</i>	Antillas Menores.	Bonaire, Antilla Holandesa.	Wicksten 1995.
	<i>Stichodactyla helianthus</i>	Bahamas. Florida.	Banco Caicos, Islas Turkas y Caicos. Conch Key.	Spotte <i>et al.</i> 1991. Mihalik 1989; Gwaltney y Brooks 1994.
<i>Thor amboinensis</i>	<i>Bartholomea annulata</i>	Bahamas.	Gran Bahamas.	Herrnkind <i>et al.</i> 1976.
	<i>Condylactis gigantea</i>	Bahamas.	Gran Bahamas.	Herrnkind <i>et al.</i> 1976.
	<i>Lebrunia danae</i>	Bahamas.	Gran Bahamas.	Herrnkind <i>et al.</i> 1976.

Tabla 2. Lista de camarones asociados a *Bartholomea annulata*. Modificado y actualizado de Silbiger y Childress (2008)

<i>Bartholomea annulata</i>
<i>Alpheus armatus</i>
<i>Alpheus immaculatus</i>
<i>Alpheus polystictus</i>
<i>Ancylomenes pedersoni</i>
<i>Periclimenes americanus</i>
<i>Periclimenes rathbunae</i>
<i>Periclimenes yucatanicus</i>
<i>Thor amboinensis</i>

Tabla 3. Puntos de recolecta.

Nombre.	Coordenadas.	
Lago 1.	18° 38' 1.0" N	87° 43' 33.4" W
Lago 2. (Anémonario)	18° 39' 18.1" N	87° 43' 21.9" W
Limite. (ML)	18° 31' 00.0" N	87° 43' 46.4" W
Punta Piedra. (PP)	18° 32' 11.8" N	87° 44' 16.4" W
Roca.	18° 30' 44.7" N	87° 43' 55.5" W
Villa Nueva I (VN)	18° 33' 51.0" N	87° 43' 59.5" W
Villa Nueva II (VN)	18° 33' 51.5" N	87° 43' 59.1" W

Tabla 4. Frecuencia éxito/fracaso en cada tratamiento, n=27, $p < 0.01$, $\chi^2 = 14.56071429$

Tratamientos	Éxito defensivo.		
	Éxito.	Fracaso.	
Con camarón + arena	8	1	9
Vacío	10	0	10
Sin camarón + arena	2	6	8
	20	7	27