



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Competencia intraespecífica e interespecífica por la obtención de conchas de  
moluscos gasterópodos entre dos poblaciones de cangrejos ermitaños

TESIS  
**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE**  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(Biología Marina)

PRESENTA:  
**BIÓL. EDUARDO EVERARDO GARCÍA CÁRDENAS**

DIRECTORA DE TESIS:  
**DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:  
**DR. JAVIER ALCOCER DURAND**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
**DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL, UNAM  
**DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
**DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL, UNAM

MÉXICO, CDMX, MAYO, 2019



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.



Competencia intraespecífica e interespecífica por la obtención de  
conchas de moluscos gasterópodos entre dos poblaciones de  
cangrejos ermitaños

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(Biología Marina)

PRESENTA:

**BIÓL. EDUARDO EVERARDO GARCÍA CÁRDENAS**

DIRECTORA DE TESIS:

**DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

**DR. JAVIER ALCOCER DURAND**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL, UNAM

**DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI**

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI-SISAL, UNAM

**MÉXICO, CDMX, MAYO, 2019**

---

# AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar con mi desarrollo académico, por fortalecer mis conocimientos y por las experiencias y oportunidades otorgadas durante esta etapa de mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) por la beca otorgada (CVU-828535) para la realización de mis estudios de posgrado sin la cual esta etapa no hubiera podido ser culminada sin éxito. De igual manera agradezco al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación (**PAPIIT-UNAM -IN-216418**) sin el cuál las salidas al campo no hubieran sido posibles. Así mismo agradezco al Programa de Apoyos a Estudiantes de Posgrado (**PAEP**) por los apoyos económicos para la asistencia a congresos nacionales e internacionales, así como la participación en cursos que ayudaron a mi formación académica.

A mi tutora la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia quien me brindó su apoyo incondicional en la realización de este proyecto. Por ayudarme a resolver mis dudas, por su disposición y colaboración en el trabajo experimental, así como la constante revisión de mis avances. Por brindarme un lugar dentro de su laboratorio y darme la confianza para trabajar juntos. Este proyecto no hubiera sido posible sin el trabajo en equipo.

A la Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui quien nos brindó su apoyo total en la realización de este proyecto, a través de la realización del diseño experimental el cual fue fundamental para nosotros. Así mismo agradecerle por su tiempo, dedicación y hospitalidad durante mi estancia en la Unidad Académica de Sisal en Yucatán.

Al Dr. Javier Alcocer Durand por su apoyo constante durante la realización de este proyecto, por sus comentarios que enriquecieron la realización del mismo y por su tiempo y dedicación.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrara y al Dr. Fernando Álvarez Noguera por apoyarme por sus comentarios para la finalización de este trabajo de tesis. Gracias por su tiempo y su dedicación.

Un agradecimiento especial a la Dra. Karla Kruesi Cortes por su apoyo en la realización del trabajo, particularmente en el trabajo de campo, sin el cual los experimentos no hubieran sido posibles de realizar y por sus comentarios e ideas en pro del trabajo.

---

# DEDICATORIA

A mi madre Angélica Cárdenas Alba, por estar siempre a mi lado apoyándome, por compartir mis sueños y experiencias. Gracias por tu dedicación, por tu amor incondicional y por cada momento vivido. Por enseñarme que las metas se cumplen cuando se trabaja arduamente y te esfuerzas. Gracias por darme las herramientas para ser el hombre que soy, por guiarme, corregirme e inculcarme siempre los mejores valores, por ser un ejemplo de vida, dedicación, fuerza, amor y felicidad. Eres mi héroe. Te amo, mamá.

A mi abuela Alicia Alba (QEPD), por enseñarme siempre a ser un mejor ser humano, por darme tantas enseñanzas y consejos que me han llevado a crecer en cada uno de los aspectos de mi vida. Gracias por los momentos que pasamos juntos y que hoy son grandes recuerdos que atesoro en mi corazón.

A Mariana Vargas, por acompañarme en este proceso de vida, por compartir conmigo éxitos, experiencias, risas, tiempo, sueños. Gracias por la paciencia que me tienes y por apoyarme siempre que las cosas no van bien. Por ser una mujer que con tu dedicación, pasión y amor por lo que haces me has dado un ejemplo a seguir. Infinitas gracias por todo el amor que me das. Por ser mi compañera de vida. Te amo.

---

# CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	I
DEDICATORIA.....	II
ÍNDICE DE TABLAS.....	IV
ÍNDICE DE FIGURAS.....	V
RESUMEN.....	VI
I. INTRODUCCIÓN.....	I
Competencia.....	1
1.1. Competencia interespecífica e intraespecífica.....	1
1. 2.Intensidad de la competencia.....	2
1.3. Conchas y competencia por explotación en cangrejos ermitaños.....	3
1. 3.1. Competencia por interferencia en cangrejos ermitaños.....	4
1. 4. Ermitaños en los litorales rocosos.....	4
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS.....	8
Objetivo general.....	8
Objetivos particulares.....	8
2. MATERIAL Y MÉTODO.....	9
Área de estudio.....	9
Patrón de ocupación de conchas en el campo.....	10
Replicas de competencia.....	10
Replicas de combates.....	10
Análisis de datos experimentales.....	12
3. RESULTADOS.....	15
Fuerza de la competencia en densidad baja (6 individuos).....	15
Fuerza de la competencia en densidad alta (8 individuos).....	16
4. DISCUSIÓN.....	20
Fuerza de competencia.....	20
5. CONCLUSIÓN.....	26
6. REFERENCIAS.....	27

---

# ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Distintos escenario representando situaciones de competencia intraespecífica (sólo había una especie de ermitaño presente) e interespecífica (estaban las dos especies de ermitaños simultáneamente). En todos los casos se presentan el número de organismos en conchas intactas y rotas utilizados.	11
<b>Tabla 2.</b> Tabla de contingencia asimétrica para el análisis estadístico de los resultados de competencia intraspecífica e interespecífica entre <i>Clibanarius albidigitus</i> y <i>Calcinus californiensis</i> por la obtención de conchas de <i>Nerita funiculata</i> .	13
<b>Tabla 3.</b> Tabla de contingencia asimétrica para el análisis estadístico de los resultados del efecto de la densidad relativa en la obtención de conchas en los escenarios de competencia interespecífica entre <i>Clibanarius albidigitus</i> y <i>Calcinus californiensis</i> por la obtención de conchas de <i>Nerita funiculata</i> .	13
<b>Tabla 4.</b> Número de conchas obtenidas por <i>Cl. albidigitus</i> y <i>Ca. Californiensis</i> en los tratamientos de seis organismos. Competencia intraespecífica de <i>Cl. albidigitus</i> (6 <i>Cl</i> ), competencia intraespecífica de <i>Ca. Californiensis</i> (6 <i>Cal</i> ), competencia interespecífica (3 <i>Cl</i> + 3 <i>Cal</i> ). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores esperados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.	15
<b>Tabla 5.</b> Número de conchas obtenidas por <i>Cl. albidigitus</i> y <i>Ca. californiensis</i> en los escenarios de ocho organismos. Competencia intraespecífica de <i>Cl. albidigitus</i> (8 <i>Cl</i> ), competencia intraespecífica de <i>Cal. californiensis</i> (8 <i>Cal</i> ), competencia inter (4 <i>Cl</i> + 4 <i>Cal</i> ). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.	16
<b>Tabla 6.</b> Número de conchas obtenidas por <i>Cl. albidigitus</i> y <i>Ca. californiensis</i> en los escenarios de ocho competidores. Competencia intraespecífica de <i>Cl. albidigitus</i> (8 <i>Cl</i> ), competencia intraespecífica de <i>Ca. californiensis</i> (8 <i>Cal</i> ), competencia inter (3 <i>Cl</i> + 5 <i>Cal</i> ). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.	17
<b>Tabla 7.</b> Número de conchas obtenidas por <i>Cl. albidigitus</i> y <i>Ca. californiensis</i> en los escenarios de ocho organismos. Competencia intraespecífica de <i>Cl. albidigitus</i> (8 <i>Cl</i> ), competencia intraespecífica de <i>Ca. californiensis</i> (8 <i>Cal</i> ), competencia inter (5 <i>Cl</i> + 3 <i>Cal</i> ). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.	18
<b>Tabla 8.</b> Número de conchas obtenidas por <i>Cl. albidigitus</i> y <i>Ca. californiensis</i> en los escenarios de ocho organismos. Competencia interespecífica en proporciones iguales (4 <i>Cl</i> + 4 <i>Cal</i> ), competencia interespecífica con mayor proporción de <i>Cl. albidigitus</i> (5 <i>Cl</i> + 3 <i>Cal</i> ) y competencia interespecífica con mayor proporción de <i>Ca. Californiensis</i> (5 <i>Cal</i> + 3 <i>Cl</i> ). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.	19
<b>Tabla 9.</b> Mecanismo de competencia dominante entre cangrejos ermitaños en la obtención de recursos.	22

---

# ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** *Calcinus californiensis* (izquierda) y *Clibanarius albidigitus* (derecha) vista dorsal. Fotografía tomada de Guerrero (2015). 6
- Figura 2.** Conchas de gasterópodo *Nerita funiculata* Menke, 1851. Vista dorsal (izquierda), vista ventral (derecha). 6
- Figura 3.** Localización geográfica del litoral rocoso de Playa Troncones. 9
- Figura 4.** Porcentaje de intercambios exitosos de concha de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidad de: 6 *Cl. albidigitus*; 6 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 3 *Cl. albidigitus* + 3 *Ca. californiensis* (interespecífica). 15
- Figura 5.** Porcentaje de intercambios exitosos de concha *C. albidigitus* (color negro) y *C. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de: 8 *C. albidigitus*, 8 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 4 *Cl. albidigitus* + 4 *Ca. californiensis* (interespecífica). 16
- Figura 6.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de: 8 *Cl. albidigitus*, 8 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 5 *Cl. albidigitus* + 3 *Ca. californiensis* (interespecífica). 17
- Figura 7.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de 8 *C. albidigitus*, 8 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 5 *Ca. californiensis* + 3 *Cl. albidigitus* (interespecífica). 18
- Figura 8.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia interespecífica en densidades de 8 competidores en tres diferentes proporciones 4 *Cl. albidigitus* + 4 *Ca. californiensis*, 5 *Ca. californiensis* + 3 *Cl. albidigitus* y 3 *Ca. californiensis* + 5 *Cl. albidigitus*. 19
- Figura 9.** Distribución de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en el litoral rocoso de Troncones, Guerrero. *Clibanarius albidigitus* (negro) se distribuye en la zona supra y meso litoral. *Calcinus californiensis* (rojos) se distribuye en la zona meso e infralitoral. 21



---

# RESUMEN

Los cangrejos ermitaños son crustáceos anomuros que compiten por conchas de gasterópodos, debido a que estas constituyen un recurso limitado. Los cangrejos ermitaños tienen como peculiaridad el uso de conchas de gasterópodo que protegen su abdomen blando debido a que sólo la parte anterior del anomuro está cubierta con un exoesqueleto calcificado. Los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus* coexisten y compiten por conchas en la costa rocosa de Troncones, México.

En este estudio, exploramos la importancia de la competencia intra e interespecífica en la distribución de recursos entre las dos especies. El éxito en la obtención de conchas se evaluó en ocho escenarios de combate, cuatro de tipo intraespecífico y cuatro de tipo interespecífico, manteniendo en cada caso el número de ermitaños en conchas adecuadas fijo ( $n=2$ ) y variando la intensidad de competencia (organismos en conchas inadecuadas, 6 y 8).

Los escenarios interespecíficos de 6 competidores incluyen tres proporciones de competidores: a) misma proporción de *Ca. californiensis* y *Cl. albidigitus*, b) más individuos de *Ca. californiensis* que *Cl. albidigitus* y c) más individuos de *Cl. albidigitus* que *Ca. californiensis*. La intensidad relativa de la competencia interespecífica respecto de la competencia intraespecífica se evaluó comparando el número de conchas adecuadas obtenidas por las dos especies de ermitaños usando pruebas de  $X^2$ . En competencia intraespecífica de 6 y 8 competidores, *Ca. californiensis* obtuvo más conchas (70 y 60%, respectivamente) que *Cl. albidigitus* (35 y 45%, respectivamente).

En competencia interespecífica de 4 y 6 competidores *Ca. californiensis* obtuvo más conchas que *C. albidigitus* (75 vs. 0% y 50 vs. 15%, respectivamente). Esto indica que la competencia interespecífica juega un papel importante en la distribución de los recursos entre *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en Troncones, Guerrero. En este estudio se demuestra que la competencia interespecífica es más importante que la intraespecífica en la determinación del patrón de ocupación de conchas debido a que explica mejor la distribución de los recursos después de un combate. La mayor habilidad competitiva de *Calcinus* respecto a *Clibanarius* refleja la ocupación de conchas en el campo dado que esta última especie ocupa con frecuencia conchas subóptimas.

---

# I. INTRODUCCIÓN

## COMPETENCIA

En las comunidades biológicas, los animales no viven aislados, más bien coexisten e interactúan entre sí (Abrams, 1980a; Schoener, 1982). Entre las interacciones biológicas destacan la depredación, el parasitismo, el comensalismo y la competencia por los recursos disponibles (Schoener, 1974; Abrams, 1980a). La competencia entre individuos se establece cuando los individuos comparten los mismos requerimientos y los recursos son limitados (Begon *et al.*, 2006). Un recurso se describe como aquello que está disponible de forma natural en el ambiente y que produce beneficios una vez que es utilizado. Algunos ejemplos de recurso son el alimento, el refugio, el territorio, la pareja reproductiva, etc. (Tilman, 1982). La competencia por un recurso limitado determina la adecuación de los organismos que tienen un acceso al recurso; de manera que la competencia influye positiva o negativamente en los organismos a través de su éxito reproductivo y/o supervivencia (Tilman, 1982; Begon *et al.*, 2006).

La competencia se desarrolla a través de dos vías: la explotación competitiva y la interferencia. La explotación competitiva es un mecanismo de competencia indirecta y ocurre cuando un individuo es más eficiente que otro para explotar un recurso limitado, de manera tal que limita la posibilidad a otros individuos de acceder al recurso (Miller, 1995; Begon *et al.*, 2006). La competencia por interferencia juega un papel importante en la obtención de recursos entre los individuos, y constituye; un mecanismo de competencia directa que se desarrolla a través de encuentros agresivos (combates) en donde un individuo subordina a otro a través de la expresión de una serie de conductas agresivas para obtener el recurso (Bertness, 1981a; Sant'Anna *et al.*, 2012).

### I.1. COMPETENCIA INTERESPECÍFICA E INTRAESPECÍFICA

La competencia por los recursos puede ser intraespecífica o interespecífica. La competencia intraespecífica es una interacción que ocurre entre los individuos que pertenecen a la misma especie (Underwood, 1986; Begon *et al.*, 2006). La competencia intraespecífica se reconoce como una fuerza reguladora del tamaño de las poblaciones (Haldane, 1953; Aho *et al.*, 1999), debido a que la limitación en la cantidad y la calidad de

---

los recursos puede resultar en una disminución en la talla y en el éxito reproductivo de los individuos (Schoener, 1982; Begon *et al.*, 2006). La competencia interespecífica es la interacción que se establece entre individuos de distintas especies que disputan la obtención de un mismo recurso limitado (Begon *et al.*, 2006). La competencia interespecífica funciona como una fuerza directriz determinante en la dinámica de las comunidades debido a que sus efectos influyen en la distribución, supervivencia y en la dinámica de los individuos de distintas especies (Begon *et al.*, 2006).

## I. 2. INTENSIDAD DE LA COMPETENCIA

La competencia intraespecífica e interespecífica determina el uso y distribución de los recursos. La magnitud relativa de la fuerza de competencia intraespecífica e interespecífica se ha cuantificado en pocos estudios (Weber y Fausch, 2003). Las investigaciones que comparan la intensidad de la competencia intra e interespecífica por lo general describen a la competencia intraespecífica como una interacción más importante y más intensa que la competencia interespecífica debido a los efectos que tiene sobre la distribución de los recursos entre los individuos (e. g., Abrams, 1980b; Connell, 1983; Giller y Doube, 1989; Chesson, 2000; Galeano y Harms, 2016). Esto último se atribuye a que los individuos que pertenecen a una misma clase (especie, talla, edad, sexo) comparten un mayor número de características y requerimientos entre ellos que con los organismos de otras especies con las que conviven y compiten (Mayden, 1989; Evans, 1991; Fausch, 1998; Begon *et al.*, 2006; Galeano y Harms, 2016).

La importancia o fuerza relativa de la competencia intraespecífica e interespecífica debe estimarse a través de una evaluación directa de la competencia interespecífica debido a que los efectos de la competencia intraespecífica siempre estarán presentes. El diseño de los experimentos que pretenden evaluar la fuerza relativa de la competencia intraespecífica e interespecífica debe considerar aspectos importantes entre los que se incluyen:

- I. Los escenarios y las condiciones experimentales para evaluar la competencia deben ser similares para los diferentes individuos o especies en el estudio (Forrester *et al.*, 2006).
- II. Los experimentos deben de reproducir en lo posible el entorno natural (Connell, 1983; Gustafsson y Ehrlén, 2003) y minimizar la perturbación externa que pudiera afectar los resultados (Fausch, 1998).

---

III. La cantidad de los recursos limitantes por individuo debe de mantenerse constante a lo largo de los experimentos (Waller, 1981; Cross y Benke, 2002; Forrester *et al.*, 2006).

IV. Una de las especies que compite por los recursos debe ser establecida como “focal” (Goldberg y Fleetwood, 1987). Las especies focales en los escenarios de competencia se establecen de acuerdo a los investigadores, por lo general, las especies focales son aquellas que se consideran más sensibles a los efectos de la competencia. Las especies focales se caracterizan por tener una distribución relativamente reducida y por la gran cantidad de recursos que obtienen (Lambeck, 2002).

V. El diseño experimental debe de considerar diferentes escenarios de competencia, manipulando la densidad (aumentando, disminuyendo o eliminando la presencia) de uno o de todos los organismos que compiten por el recurso (Connell, 1983; Forrester *et al.*, 2006).

VI. Los diseños deben considerar réplicas de los experimentos (por lo menos 5 réplicas; Connell, 1983; Fausch, 1998; Weber y Fausch, 2003).

Las diferentes condiciones enlistadas permiten generar evidencias sólidas de la intensidad de la competencia. Los diseños experimentales deben poner a prueba los efectos de la magnitud (efecto de la densidad) y la habilidad competitiva de una especie sobre la otra, y delimitar la importancia de la competencia intraespecífica e interespecífica entre las especies en la repartición de recursos (Fausch, 1998; Weber y Fausch, 2003).

### 1.3. CONCHAS Y COMPETENCIA POR EXPLOTACIÓN EN CANGREJOS ERMITAÑOS

Los cangrejos ermitaños compiten intra e interespecíficamente por conchas de gasterópodos, debido a que estas por lo general constituyen un recurso limitado en el ambiente (Vance, 1972) y son esenciales para la supervivencia y la reproducción (Hazlett, 1981). Los cangrejos ermitaños tienen como peculiaridad el uso de conchas de gasterópodos que protegen su abdomen blando, dado que sólo la parte anterior del anomuro está cubierta con un exoesqueleto rígido. Las conchas de los gasterópodos son un recurso indispensable para los ermitaños puesto que éstas les proveen protección contra los depredadores (Vance, 1972) y les ofrecen resistencia al estrés físico y químico del medio (Reese, 1969). La especie y tipo de concha determina la tasa de crecimiento (Childress, 1972; Sant'Anna *et al.*, 2012), el éxito de la cópula y fecundidad de las hembras (Childress, 1972; Fotheringham, 1976; Kellogg, 1976; Bertness, 1982; McLean, 1983), entre otros.

---

Los cangrejos ermitaños obtienen conchas de gasterópodos por explotación o por interferencia. Los ermitaños que obtienen conchas por explotación son aquellos que tienen la capacidad para detectar las señales químicas que liberan los moluscos o ermitaños muertos, lo cual les representa a los cangrejos ermitaños una señal de que existe el recurso “concha” disponible en el medio (Turra y Denadai, 2004; Dominiciano *et al.*, 2012). A lo largo de su vida un ermitaño, debe reemplazar su concha a medida que la calidad de la concha disminuye o el cangrejo crece (Hazlett, 1981).

### I. 3.1. COMPETENCIA POR INTERFERENCIA EN CANGREJOS ERMITAÑOS

En los cangrejos ermitaños, la competencia por la interferencia (combates) tiene un papel importante en la obtención de un recurso limitado. La interferencia en los ermitaños ocurre cuando algún individuo que ocupa una concha subóptima, localiza una concha más adecuada que es ocupada por otro cangrejo ermitaño, lo cual lo motiva a buscar un intercambio por la concha a través de una interacción agonística (Hazlett, 1972). Un cangrejo ermitaño para combatir por una concha que posee otro individuo debe de considerar los beneficios y costos de la interacción. Los beneficios potenciales asociados a una concha se relacionan con el valor que la concha tiene como recurso, lo cual depende de las necesidades del organismo (Maynard y Parker, 1976). De esta manera, el valor que los individuos dan al recurso determina la motivación a combatir y escalar el combate a mayores niveles de intensidad. Las conductas agonísticas resultan altamente costosas para los cangrejos ermitaños. El escalamiento de las conductas agresivas en los ermitaños a pesar de ser energéticamente costosas y de riesgo, pero no conllevan a la muerte de los organismos como desenlace de las conductas agonísticas (Briffa y Snedoon, 2010). La obtención de recursos (conchas) por interferencia es un mecanismo que puede determinar los patrones de ocupación de las conchas entre las diferentes especies de cangrejos ermitaños (Abrams, 1980b).

### I. 4. ERMITAÑOS EN LOS LITORALES ROCOSOS

Los cangrejos ermitaños marinos que habitan en litorales rocosos se enfrentan a condiciones físicas desafiantes y altos niveles de competencia entre las especies que ahí habitan (Connell, 1972). Los litorales rocosos son zonas con un sustrato duro, que están expuestas a cambios constantes en el nivel de la marea debido a la acción cíclica de la marea (Flores-Rodríguez *et al.*, 2007), expuestos a una amplia variedad de procesos físicos producidos por la acción de las olas (Doty, 1957; Williams, 1994). Los litorales

---

rocosos suelen dividirse en tres zonas: el supralitoral, que es la parte superior y se considera de transición entre la tierra y el mar; el mesolitoral, zona intermedia que durante la marea alta es cubierta por el agua y en marea baja la roca permanece expuesta a la desecación; y el infralitoral, zona sumergida la mayor parte del tiempo y que puede estar expuesta al aire por periodos cortos de tiempo (Taylor, 1978; Little y Kitching, 1996). Los cangrejos ermitaños en los litorales rocosos suelen habitar sobre las rocas o encontrarse dentro de alguna poza de marea (Vance, 1972). La distribución de los ermitaños en el litoral rocoso se ve influida por diversos factores abióticos (temperatura, salinidad, oleaje, desecación, acción mecánica de las olas, alimento y conchas) y por factores bióticos como la competencia y la depredación (Stephenson y Stephenson, 1949; Vegas, 1971; Garrity y Levings, 1981; Gallo *et al.*, 1984; Alongi, 1989).

Las especies de cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898 y *Clibanarius albidigitus* Nobili, 1901 (Figura 1) cohabitan en los litorales rocosos de las costas del océano Pacífico mexicano (Arce y Alcaraz, 2011). Estas especies coexisten en una franja del gradiente intermareal rocoso de Troncones, Guerrero. *Ca. californiensis* es una especie llamativa de color rojo (Poupin y Bouchard, 2006) y de una talla mayor en su estado adulto en comparación con *Cl. albidigitus* (especie focal de esta investigación) la cual es una especie de color oscuro y de una talla relativamente pequeña durante la etapa adulta (Bertness, 1980). *Ca. californiensis* ha sido registrada desde la costa occidental de Baja California Sur en México hasta El Salvador según lo publicado por Villalobos *et al.* (1989), Poupin y Bouchard (2006), Alcaraz y Kruesi (2009), Arce y Alcaraz (2011) y Alcaraz *et al.* (2015). Por su parte, *Cl. albidigitus* está registrada como una especie con una distribución que va desde Puerto Peñasco, Sonora en México hasta Paita, Perú como lo mencionan los trabajos de Ball y Haig (1974), Snyder-Conn (1980) y, la investigación de Hendrickx y Harvey (1999). Ambas especies de ermitaños ocupan las mismas especies de conchas en Troncones, Guerrero y, comparten una fuerte preferencia por las conchas de gasterópodo de la especie *Nerita funiculata* Menke, 1851 (Alcaraz y Kruesi, 2017; Figura 2). El objetivo de este trabajo consistió en evaluar la importancia de la competencia intraespecífica e interespecífica en la determinación del patrón de ocupación de conchas de gasterópodos de la especie *N. funiculata* entre *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* que coexisten y comparte un recursos limitado en Playa Troncones, Guerrero.





**Figura 1.** *Calcinus californiensis* (izquierda) y *Clibanarius albidigitus* (derecha) vista dorsal. Fotografía tomada de Guerrero (2015).



**Figura 2.** Conchas de gasterópodo *Nerita funiculata* Menke, 1851. Vista dorsal (izquierda), vista ventral (derecha).

---

# HIPÓTESIS

Si la distribución del uso de las conchas adecuadas entre las especies de cangrejos ermitaños *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis* en el litoral rocoso de Playa Troncones está determinada por la importancia relativa de la competencia intraespecífica e interespecífica, se esperaría entonces que la competencia interespecífica entre estas dos especies de ermitaños sea más fuerte que la intraespecífica, favoreciendo en todos los casos a los individuos de *Ca. californiensis* al competir por interferencia por las conchas de *Nerita funiculata*.



---

# OBJETIVOS

## OBJETIVO GENERAL

Determinar la importancia relativa de la competencia intraespecífica e interespecífica en la distribución de recursos (conchas de gasterópodos) entre los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus*.

## OBJETIVOS PARTICULARES

A) Evaluar y comparar la habilidad de combate entre *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis*.

B) Evaluar la obtención de recursos por interferencia de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en condiciones de competencia intraespecífica e interespecífica en condiciones de densidad total y proporciones similares de ambas especies.

C) Evaluar la obtención de los recursos bajo diferentes escenarios de competencia intraespecífica e interespecífica, en condiciones de densidad total similar, pero en proporciones distintas de ambas especies.

D) Determinar si la competencia interespecífica explica en alguna medida el patrón de ocupación de conchas por estas dos especies de cangrejos ermitaños en el campo.

---

## 2. MATERIAL Y MÉTODO

### ÁREA DE ESTUDIO

Playa Troncones se encuentra ubicada en el municipio de La Unión de Isidoro Montes de Oca; este municipio forma parte de la región denominada como Costa Grande en el oeste del estado de Guerrero, México. Las coordenadas geográficas de la localidad son: 17° 47' 35" Norte y 101° 44' 46" Oeste (Flores *et al.*, 2007; Figura 3). El clima en la localidad se define como cálido-subhúmedo con una temperatura media que se supera los 18 °C (García, 1981), la presencia de lluvias en el verano es constante y existe una probabilidad de lluvia del 10% durante el invierno (Flores *et al.*, 2007).

Esta playa posee un oleaje fuerte, el litoral rocoso en esta localidad está compuesto de rocas de origen sedimentario que le dan a este litoral una coloración clara. La superficie de este litoral presenta macizos de gran tamaño, con una textura áspera y con una vasta presencia de grietas y fisuras que favorece la circulación del agua durante la marea alta y la formación de pozas durante la marea baja (García *et al.*, 2004).

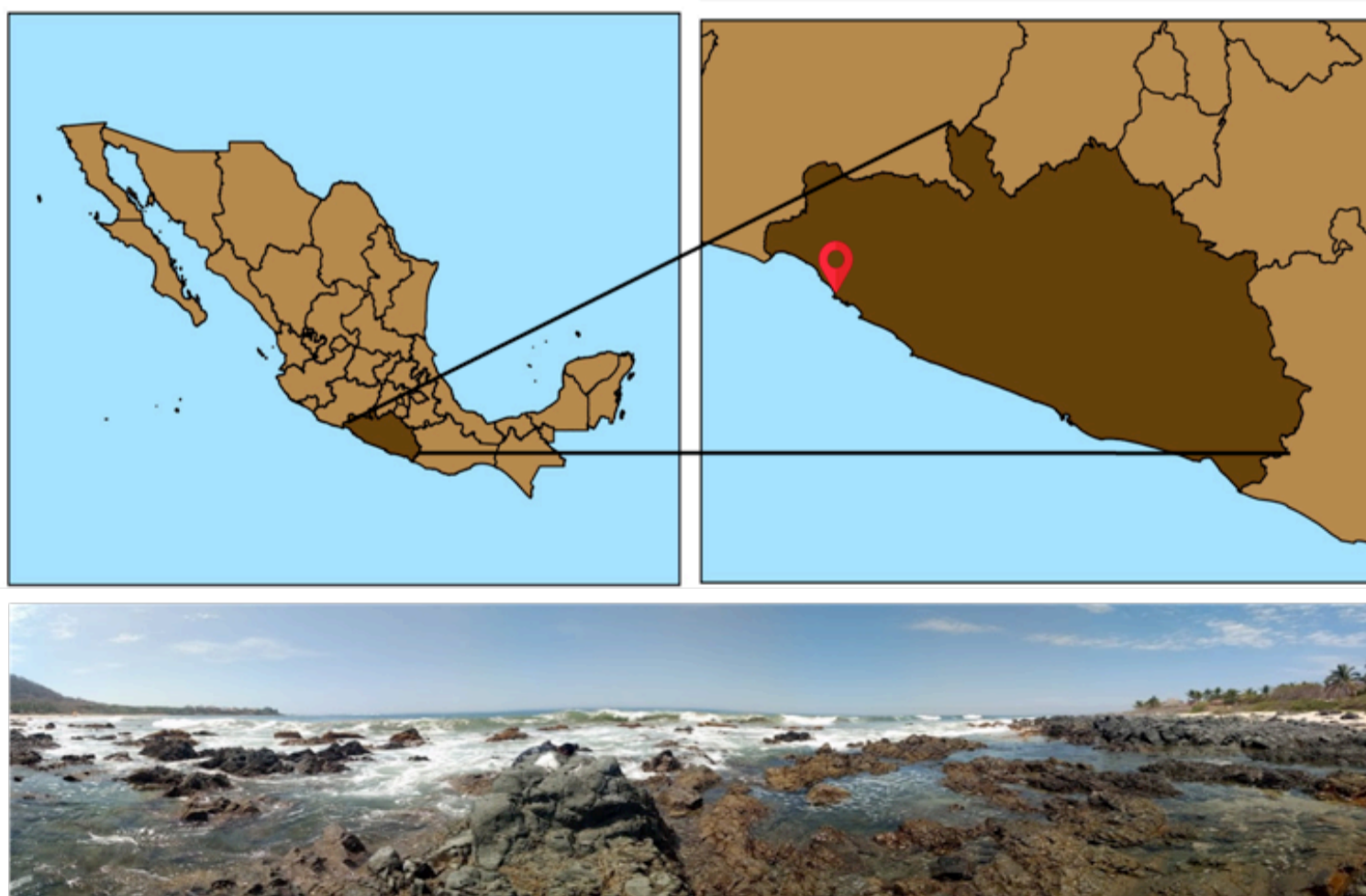


Figura 3. Localización geográfica del litoral rocoso de Playa Troncones.

---

# PATRÓN DE OCUPACIÓN DE CONCHAS EN EL CAMPO

Los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus* se recolectaron en el litoral rocoso de playa Troncones, Guerrero, México. En este proyecto se utilizaron únicamente cangrejos que utilizaban conchas de la especie *Nerita funiculata* debido a la abundancia de esta concha y a la preferencia que ambas especies de cangrejos ermitaños que habitan en el litoral rocoso de Troncones, Guerrero, tienen por ella (Guerrero, 2015).

## REPLICAS DE COMPETENCIA

### REPLICAS DE COMBATES

Los organismos se recolectaron de forma manual durante la marea baja, se obtuvieron un total de 580 organismos durante un periodo de siete días (11 al 17 de septiembre de 2017). Los organismos recolectados se colocaron en bolsas de plástico que contenían agua de mar y algas; la presencia de las algas disminuye la interacción entre los animales y con ello el combate e intercambio de conchas durante el transporte de los organismos al laboratorio de campo. En el laboratorio de campo, los cangrejos ermitaños se colocaron dentro de tubos de PVC, los cuales estaban provistos de una malla de plástico en uno de sus extremos para evitar la interacción de los organismos. Los organismos se mantuvieron en reposo por un periodo de cuatro horas en tinas de plástico (una especie por tina), con agua marina, aireación constante y alimento. Se midió el ancho de las conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños; los organismos se separaron en grupos de acuerdo con la talla (ancho) de su concha (8-9, 9-10, 10-11, 11-12, 12-13 y de 13-14mm), esto permitió formar grupos experimentales con organismos de talla similar.

Una vez formados los grupos de cangrejos de talla similar, se fracturó el borde de la concha de todos los organismos (la fractura de las conchas se realizó para motivar la competencia) exceptuando a dos a los cuales se les dejó la concha intacta (concha adecuada; Tabla 1). Los animales a los cuales se les dejó la concha intacta se eligieron de manera azarosa. Las conchas se fracturaron de los bordes a la altura de los dientes de la concha utilizando pinzas. A los animales que permanecieron en conchas intactas, se les rompió la concha y se les dio una concha nueva e intacta de la misma talla, esto con el fin de evitar sesgos provocados por la manipulación de estos individuos con respecto de los animales que tenían una concha rota. Las conchas intactas se marcaron en su parte

superior mediante el uso de marcadores a prueba de agua. A los cangrejos que portaban las conchas adecuadas se les colocó una marca indeleble de color plateado en las quelas, lo que permitió identificar los intercambios de conchas de estos organismos con los organismos que poseían una concha inadecuada (rota). Los animales permanecieron por 12 horas dentro de los tubos de PVC en contenedores independientes e inmersos en los tanques de mantenimiento antes de realizar los experimentos.

El diseño experimental de este estudio comparó el éxito en la obtención de conchas adecuadas de *Nerita funiculata* por cada especie de ermitaño en escenarios donde sólo hay competencia intraespecífica (escenarios en los que sólo había una de las dos especies de ermitaños presente) con la de aquellos en los que se presentaban tanto la competencia intra como la interespecífica (donde estaban las dos especies juntas). Esto se logró a través de ocho escenarios de combate, cuatro de tipo intraespecífico (Tabla 1) y cuatro de tipo interespecífico (Tabla 1). En todos los casos, se mantuvo el número de conchas adecuadas fijo ( $n=2$ ), pero variando la intensidad de competencia a través de un incremento en la densidad de organismos, utilizando, ya fueran, cuatro o seis como competidores en los diferentes escenarios (Tabla 1). El aumento de competidores en este diseño experimental permitió incrementar la presión de competencia por un recurso constante.

**Tabla 1.** Distintos escenario representando situaciones de competencia intraespecífica (sólo había una especie de ermitaño presente) e interespecífica (estaban las dos especies de ermitaños simultáneamente). En todos los casos se presentan el número de organismos en conchas intactas y rotas utilizados.

Total de organismos	Competencia intraespecífica				Competencia interespecífica			
	<i>Cl. albidigitus</i>		<i>Ca. californiensis</i>		<i>Cl. albidigitus</i> + <i>Ca. californiensis</i>			
	En conchas intactas	En conchas rotas	En conchas intactas	En conchas rotas	En conchas intactas	En conchas rotas	En conchas intactas	En conchas rotas
6	2	4	2	4	1	2	1	2
8	2	6	2	6	1	3	1	3
8	-	-	-	-	1	4	1	2
8	-	-	-	-	1	2	1	4

Asimismo los escenarios que contaron con la presencia de ambas especies simultáneamente incluyeron tres diferentes proporciones de competidores: a) misma proporción de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* (4 *Cal* y 4 *Cl*), b) más organismos de *C. californiensis* que *Cl. albidigitus* (5 *Cal* y 3 *Cl*), y c) más organismos de *Cl. albidigitus* que *Ca. californiensis* (5 *Cl* y 3 *Cal*; Tabla 1).

Los combates se realizaron en arenas experimentales de plástico circulares con un diámetro de 13 y 14.5cm con el fin de mantener la densidad de organismos constante (un

---

organismo por cada 20cm<sup>2</sup>). Inicialmente, los animales se colocaron en las arenas experimentales dentro de tubos de PVC. Después de una hora, todos los ermitaños se liberaron en la arena experimental al mismo tiempo. Los animales permanecieron por 12 horas en los contenedores con aireación constante e inmersa en un tanque de recirculación de agua. Al término de este periodo, los animales se separaron en contenedores plásticos independientes. Posteriormente, los ermitaños y las conchas se revisaron para identificar a los organismos (especie) que ocupaban las conchas intactas (no fracturadas en el borde de la concha). En cada grupo experimental se registró el número de individuos de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* que ocupaban las conchas adecuadas. Al terminar los experimentos de laboratorio, los organismos que ocupaban conchas adecuadas y rotas se liberaron en el litoral rocoso donde habían sido recolectaron.

La fuerza relativa de la competencia intra e interespecífica se comparó mediante el número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* cuando cada especie de cangrejo se encontraba sola *versus* el número de conchas obtenidas cuando ambas especies estaban presentes simultáneamente. La evaluación se realizó de forma separada en la condición de densidad de 6 y 8 individuos y proporciones similares de ambas especies, así como para una condición de densidad de 8 organismos y mayor proporción de cada una de las dos especies. Si el número de conchas obtenidas por cualquiera de las especies de cangrejos era mayor cuando estaban ambas presente simultáneamente comparada con cuando estaban cada especie de cangrejo sola, entonces se concluía que la competencia interespecífica determinaba de forma significativa el uso diferencial de las conchas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis*.

El efecto de la densidad relativa en la obtención de conchas en los tres escenarios de 8 organismos entre *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* ( $Cl_i > Cal$ ;  $Cl_i = Cal$ ;  $Cal > Cl_i$ ) se evaluó comparando el número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en competencia interespecífica en las tres diferentes densidades en las que compitieron (Tabla 3).

## ANÁLISIS DE DATOS EXPERIMENTALES

La importancia relativa de la competencia intraespecífica e interespecífica sobre el uso de las conchas por cada especie se analizó utilizando pruebas de Chi-cuadrada de asociación ( $X^2$ ) planeadas *a priori* para responder a las diferentes preguntas planteadas en

la investigación. Dichas pruebas fueron aplicadas sobre tablas de contingencia asimétricas (e.g., existen combinaciones de categorías que no están definidas; Tabla 2), por lo que los valores de frecuencia relativa esperada de las pruebas fueron obtenidos mediante funciones de verosimilitud (Underwood y Clarke, 2005).

**Tabla 2.** Tabla de contingencia asimétrica para el análisis estadístico de los resultados de competencia intraspecífica e interespecífica entre *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis* por la obtención de conchas de *Nerita funiculata*. En los tratamientos de competencia intraespecíficos:  $m_1$  y  $m_2$ , representan el número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y por *Ca. californiensis*, respectivamente;  $M_1 - m_1$  y  $M_2 - m_2$  representan el total de conchas que no fueron intercambiadas por cangrejos cada especie, respectivamente;  $M_1$  y  $M_2$  representan el total de conchas disponibles en el escenario de competencia intraespecífica para cada especie; y  $N$  representa el número total de conchas disponibles en el escenario de competencia

	<b>Obtenidas <i>Cli</i></b>	<b>Obtenidas <i>Cal</i></b>	<b>No obtenidas</b>	<b>Total</b>
<b>Competencia intra <i>Cli</i></b>	$m_1$		$M_1 - m_1$	$M_1$
<b>Competencia intra <i>Cal</i></b>		$m_2$	$M_2 - m_2$	$M_2$
<b>Competencia inter</b>	$n_1$	$n_2$	$N - n_1 - n_2$	$N$

**Tabla 3.** Tabla de contingencia asimétrica para el análisis estadístico de los resultados del efecto de la densidad relativa en la obtención de conchas en los escenarios de competencia interespecífica entre *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis* por la obtención de conchas de *Nerita funiculata*. En este caso, los tratamientos de competencia interespecífica se contabilizaban  $n_1$  número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y  $n_2$  número de conchas obtenidas por *Ca. californiensis*.  $N - n_1 - n_2$  representa el número de conchas no intercambiadas por cangrejos de alguna de las especies;  $N$  es el número total de conchas disponibles utilizadas en cada uno de los escenarios.

	<b>Obtenidas <i>Cli</i></b>	<b>Obtenidas <i>Cal</i></b>	<b>No obtenidas</b>	<b>Total</b>
<b>Competencia inter <i>Cli</i> &gt; <i>Cal</i></b>	$n_1$	$n_2$	$N - n_1 - n_2$	$N$
<b>Competencia inter <i>Cli</i> = <i>Cal</i></b>	$n_1$	$n_2$	$N - n_1 - n_2$	$N$
<b>Competencia inter <i>Cli</i> &lt; <i>Cal</i></b>	$n_1$	$n_2$	$N - n_1 - n_2$	$N$

La fórmula estimativa de las frecuencias esperadas se obtuvo mediante la siguiente función de verosimilitud:

$$L = (p_1, p_2, \theta \mid m_1, m_2, n_1, n_2) \propto p_1^{m_1} p_2^{m_2} (1 - p_1 - p_2)^{(M - m_1 - m_2)} (\theta p_1)^{n_1} (\theta p_2)^{n_2} (1 - \theta p_1 - \theta p_2)^{(N - n_1 - n_2)}$$

Donde  $L$  es la verosimilitud,  $p_1$  y  $p_2$  son la frecuencia relativa estimada de conchas obtenidas por *Cli* y *Cal* en los escenarios de competencia intraespecífica y  $\theta$  es una constante estimada por la función;  $m$  y  $n$  son las frecuencias absolutas observadas de conchas obtenidas por *Cli* y *Cal* en los escenarios de competencia intraespecífica e



interespecífica, respectivamente;  $M$  es el número total de conchas disponibles en los escenarios de competencia intraespecífica y  $N$  es el número total de conchas disponibles en los escenarios de competencia interespecífica.

Las frecuencias de conchas esperadas que fueron obtenidas por  $Cli$  y por  $Cal$  en los escenarios de competencia intraespecífica se calcularon como:

$$\hat{q}_1 = \hat{\theta} \hat{p}_1 = \frac{\hat{p}_1(n_1+n_2)}{(\hat{p}_1 + \hat{p}_2)N}$$

$$\hat{q}_2 = \hat{\theta} \hat{p}_2 = \frac{\hat{p}_2 \hat{q}_1}{\hat{p}_1}$$

Donde  $q_1$  y  $q_2$  son las frecuencia relativa esperadas de conchas obtenidas por  $Cli$  y  $Cal$  en los escenarios de competencia intraespecífica. es una constante estimada por la función;  $n_1$  y  $n_2$  son las frecuencias absolutas observadas de conchas obtenidas por  $Cli$  y  $Cal$ .  $N$  es el número total de conchas disponibles en los escenarios de competencia intraespecífica.

Una vez obtenidos los valores de las frecuencias observadas y de las frecuencias esperadas se calcularon los valores de  $X^2$  mediante la fórmula:

$$X^2 = \sum \left[ \frac{(O-E)^2}{E} \right]$$

Los grados de libertad de la prueba se obtuvieron como: (número de celdas en la fila 1-1) + (número de celdas en la fila 2-1) + (número de celdas en la fila 3-1) - número de parámetros estimados bajo la  $H_0$ . Se calcularon 3 parámetros ( $p_1$ ,  $p_2$  y  $\Theta$ ), el último término tiene un valor de 3 y  $\nu$  tiene un valor de 1 en todos los casos.

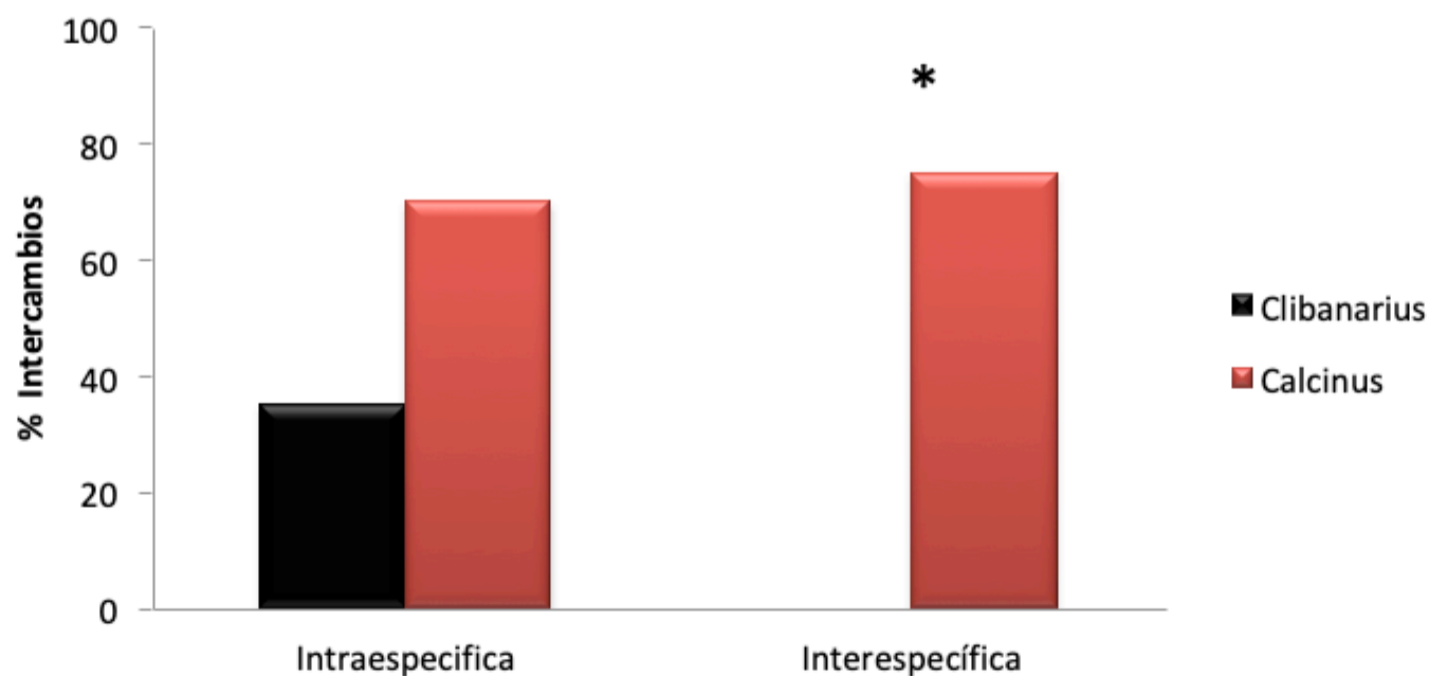
# 3. RESULTADOS

## FUERZA DE LA COMPETENCIA EN DENSIDAD BAJA (6 INDIVIDUOS)

Cuando ambas especies estaban en proporciones similares y bajo una densidad similar (6 individuos), *Calcinus californiensis* obtuvo significativamente más conchas que *Clibanarius albidigitus* cuando ambas especies estaban presentes simultáneamente, que cuando estaban solas (Tabla 4, Figura 4). Este resultado sugiere que la competencia interespecífica entre ambas especies es determinante en el intercambio exitoso de conchas adecuadas.

**Tabla 4.** Número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en los tratamientos de seis organismos. Competencia intraespecífica de *C. albidigitus* (6 *Cli*), competencia intraespecífica de *Ca. californiensis* (6 *Cal*), competencia interespecífica (3 *Cli* + 3 *Cal*). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores esperados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.

	Obtenidas <i>Cli</i>	Obtenidas <i>Cal</i>	No obtenidas	Total
<b>Competencia intra <i>Cli</i></b>	7 (4.44)	-	13 (15.65)	20
<b>Competencia intra <i>Cal</i></b>	-	14 (14.87)	6 (5.12)	20
<b>Competencia inter</b>	0 (3.39)	15 (11.60)	5 (5)	20



**Figura 4.** Porcentaje de intercambios exitosos de concha de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidad de: 6 *Cl. albidigitus*; 6 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 3 *Cl. albidigitus* + 3 *Ca. californiensis* (interespecífica).

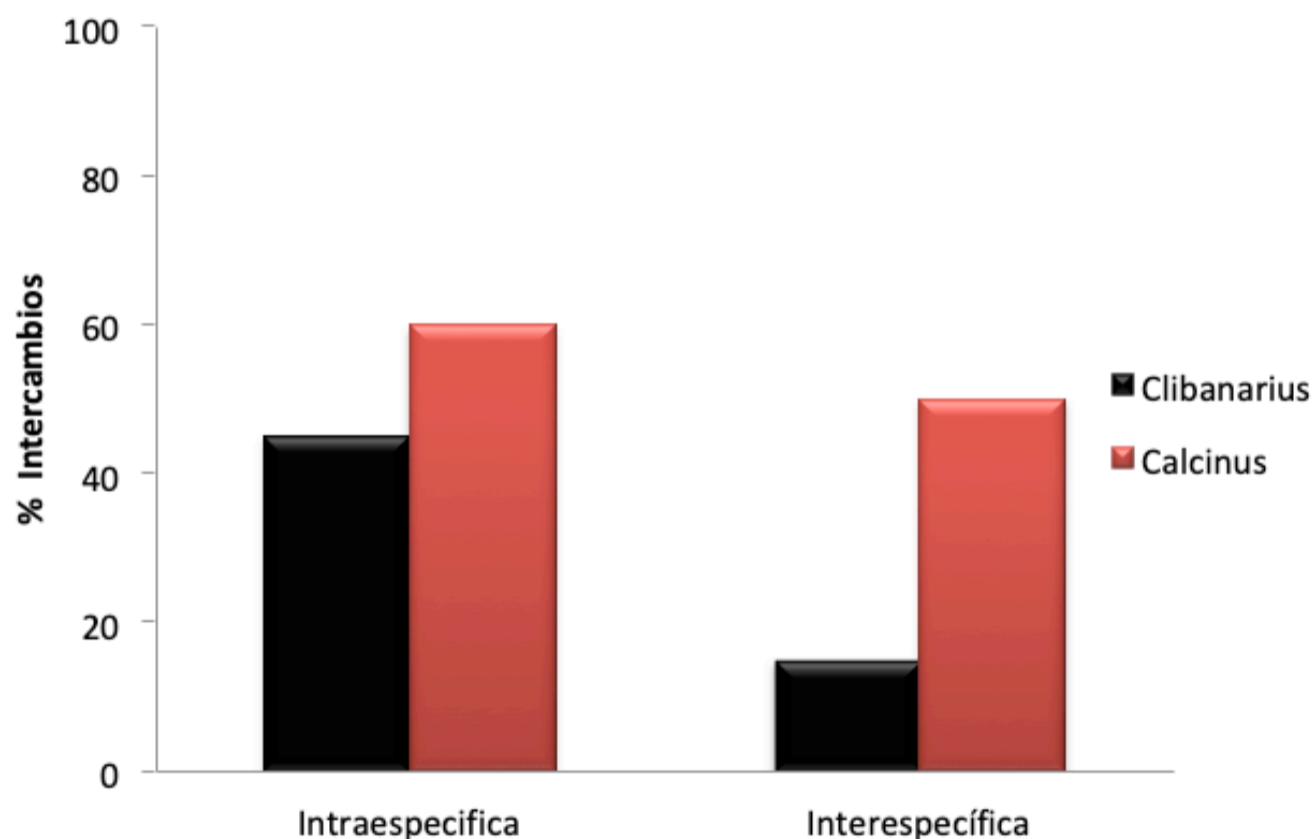


## FUERZA DE LA COMPETENCIA EN DENSIDAD ALTA (8 INDIVIDUOS)

En la densidad de 8 organismos, *Ca. californiensis* también obtuvo más conchas que *Cl. albidigitus* tanto en el escenario de competencia intra como en el de interespecífica (Figura 5). Sin embargo, la magnitud de esta diferencia fue estadísticamente similar cuando las especies de cangrejo estaban solas comparado con cuando ambas estaban presentes simultáneamente ( $X^2 = 1.644$ ;  $p = 0.199$ ; Tabla 5).

**Tabla 5.** Número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en los escenarios de ocho organismos. Competencia intraespecífica de *Cl. albidigitus* (8 *Cli*), competencia intraespecífica de *Ca. californiensis* (8 *Cal*), competencia inter (4 *Cli* + 4 *Cal*). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.

	Obtenidas <i>Cli</i>	Obtenidas <i>Cal</i>	No obtenidas	Total
<b>Competencia intra <i>Cli</i></b>	7 (4.44)	-	13 (15.65)	20
<b>Competencia intra <i>Cal</i></b>	-	14 (14.87)	6 (5.12)	20
<b>Competencia inter</b>	0 (3.39)	15 (11.60)	5 (5)	20

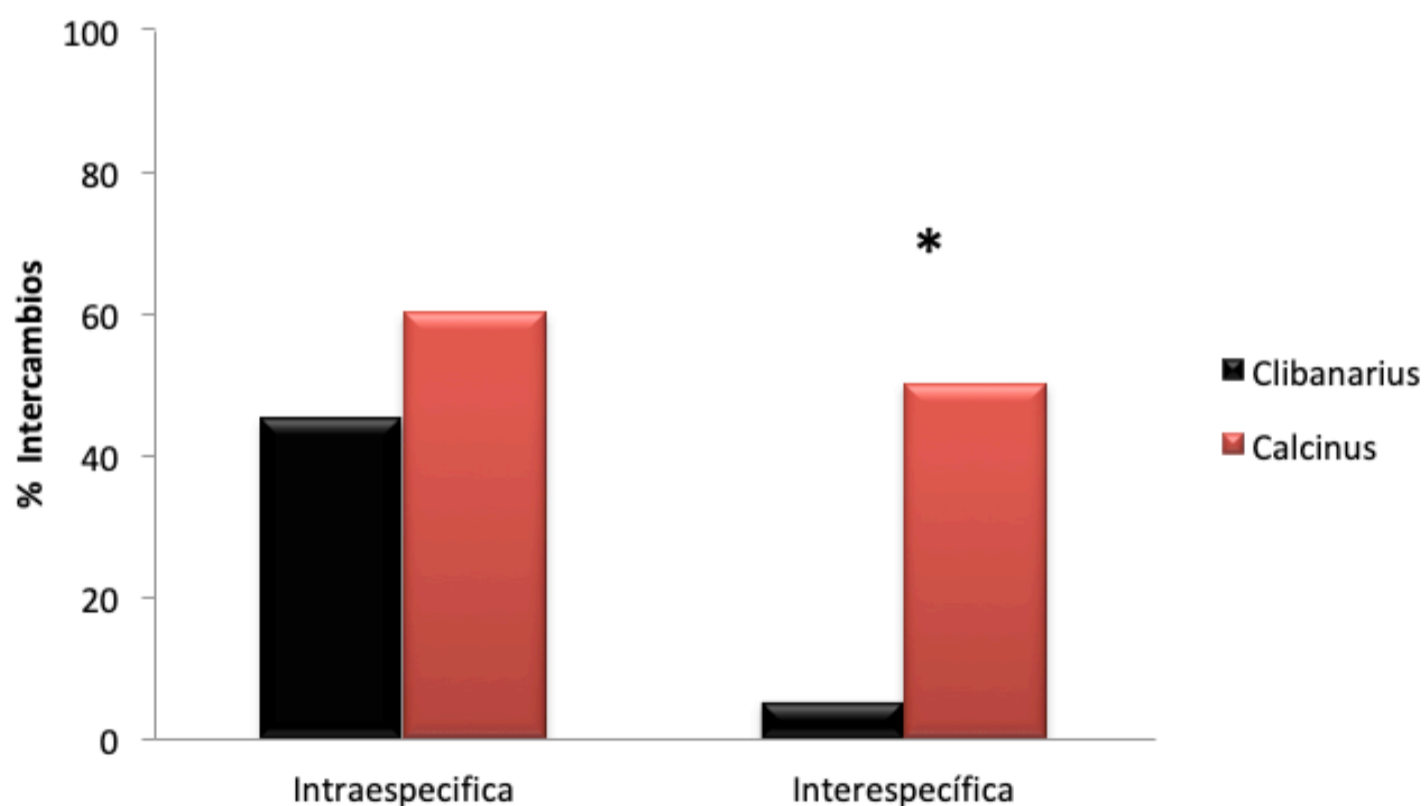


**Figura 5.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de: 8 *Cl. albidigitus*, 8 *C. californiensis* (intraespecífica) y 4 *Cl. albidigitus* + 4 *Ca. californiensis* (interespecífica).

En contraste, bajo la densidad de 8 organismos, la competencia interespecífica tuvo una mayor fuerza que la competencia intraespecífica cuando *Cl. albidigitus* fue relativamente más abundante que *Ca. californiensis* ( $X^2 = 4.315$  y  $p = 0.0377$ ), y también cuando *Ca. Californiensis* fue relativamente más abundante que *Cl. albidigitus* ( $X^2 = 7.146$  y  $p = 0.0075$ ). En ambos casos, *Ca. californiensis* logró más intercambios exitosos que *Cl. albidigitus*.

**Tabla 6.** Número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en los escenarios de ocho competidores. Competencia intraespecífica de *Cl. albidigitus* (8 *Cli*), competencia intraespecífica de *Ca. californiensis* (8 *Cal*), competencia inter (3 *Cli* + 5 *Cal*). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.

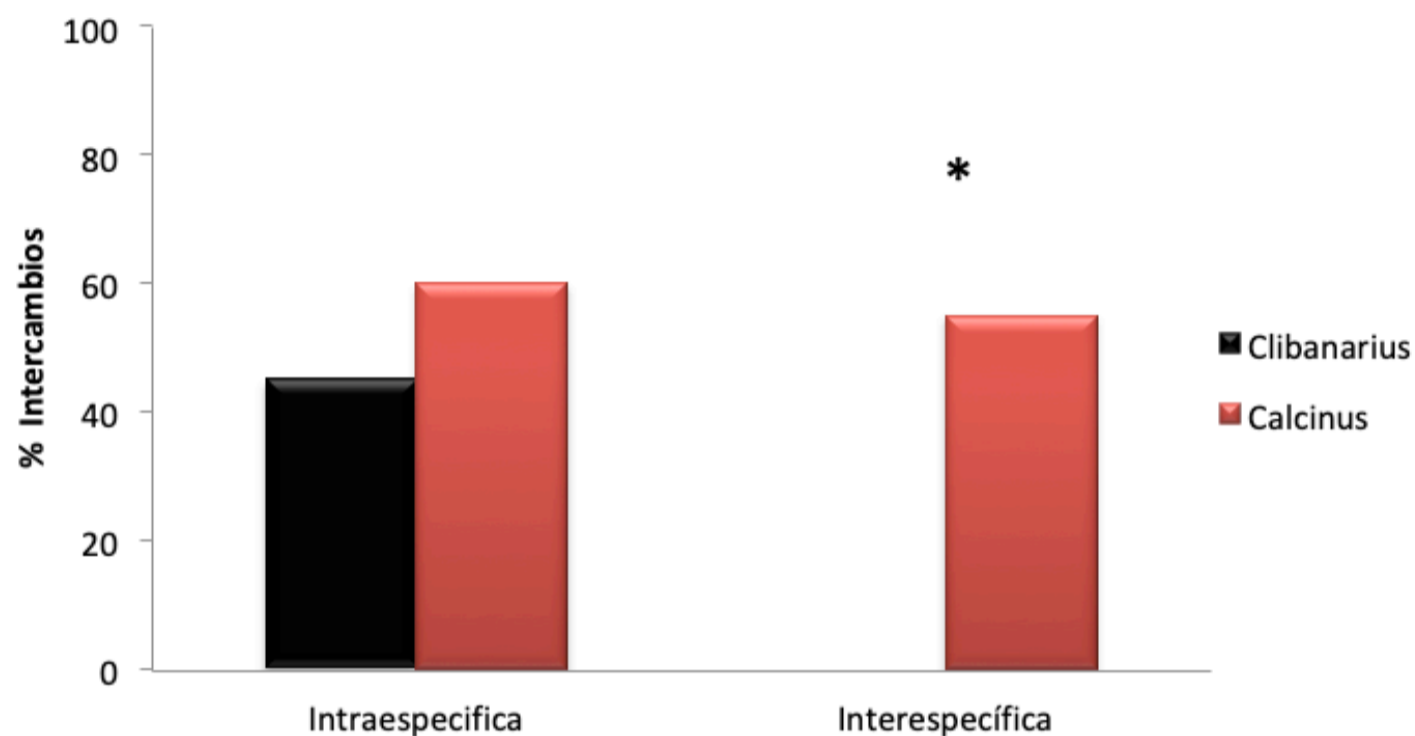
	Obtenidas <i>Cli</i>	Obtenidas <i>Cal</i>	No obtenidas	Total
<b>Competencia intra <i>Cli</i></b>	9 (6.55)		11 (13.44)	20
<b>Competencia intra <i>Cal</i></b>		12 (13.23)	8 (6.76)	20
<b>Competencia inter</b>	0 (3.64)	11 (7.35)	9 (9)	20



**Figura 6.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de: 8 *Cl. albidigitus*, 8 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 5 *Cl. albidigitus* + 3 *Ca. californiensis* (interespecífica).

**Tabla 7.** Número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en los escenarios de ocho organismos. Competencia intraespecífica de *Cl. albidigitus* (8 *Cli*), competencia intraespecífica de *Ca. californiensis* (8 *Cal*), competencia inter (5 *Cli* + 3 *Cal*). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.

	Obtenidas <i>Cli</i>	Obtenidas <i>Cal</i>	No obtenidas	Total
<b>Competencia intra <i>Cli</i></b>	9 (6.55)		11 (13.44)	20
<b>Competencia intra <i>Cal</i></b>		12 (13.23)	8 (6.76)	20
<b>Competencia inter</b>	0 (3.64)	11 (7.35)	9 (9)	20

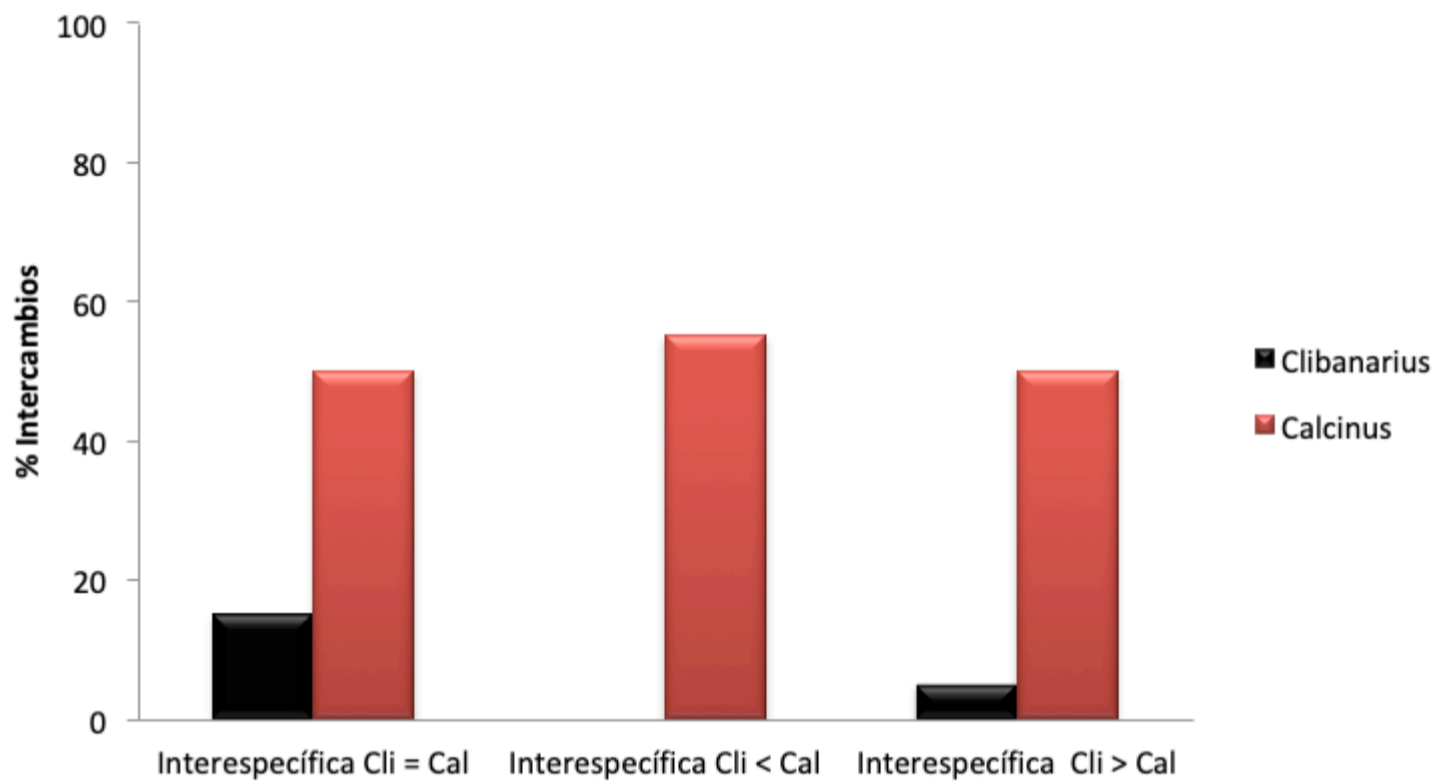


**Figura 7.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia intraespecífica e interespecífica en densidades de 8 *Cl. albidigitus*, 8 *Ca. californiensis* (intraespecífica) y 5 *Ca. californiensis* + 3 *Cl. albidigitus* (interespecífica).

El efecto de la densidad relativa en la obtención de conchas en los tres escenarios de competencia interespecífica de ocho organismos entre *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en las tres diferentes proporciones ( $Cli > Cal$ ;  $Cli = Cal$  y  $Cal > Cli$ ) demostró que no existe una diferencia en la obtención de conchas de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en las tres diferentes densidades. La densidad de los individuos de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* es un factor que determina la intensidad de la competencia solo de forma intraespecífica, el valor de  $X^2$  ( $X^2= 3.884$  y  $p = 0.421$ ) obtenido del análisis de la competencia interespecífica demuestra que no existe diferencia entre las diferentes densidades.

**Tabla 8.** Número de conchas obtenidas por *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en los escenarios de ocho organismos. Competencia interespecífica en proporciones iguales (4 *Cli* + 4 *Cal*), competencia interespecífica con mayor proporción de *Cl. albidigitus* (5 *Cli* + 3 *Cal*) y competencia interespecífica con mayor proporción de *Ca. californiensis* (5 *Cal* + 3 *Cli*). Los valores que aparecen en paréntesis son los valores estimados que se calcularon utilizando el método de máxima verosimilitud.

	<b>Obtenidas <i>Cli</i></b>	<b>Obtenidas <i>Cal</i></b>	<b>No obtenidas</b>	<b>Total</b>
<b>Competencia inter <i>Cli</i> &gt; <i>Cal</i></b>	1 (3.89)	10 (7.1)	9 (9)	20
<b>Competencia inter <i>Cli</i> = <i>Cal</i></b>	3 (4.94)	10 (8.05)	7 (7)	20
<b>Competencia inter <i>Cli</i> &lt; <i>Cal</i></b>	0 (3.64)	11 (7.35)	9 (9)	20



**Figura 8.** Porcentaje de intercambios exitosos de conchas de *Cl. albidigitus* (color negro) y *Ca. californiensis* (color rojo) en competencia interespecífica en densidades de 8 competidores en tres diferentes proporciones 4 *Cl. albidigitus* + 4 *Ca. californiensis*, 5 *Ca. californiensis* + 3 *Cl. albidigitus* y 3 *Ca. californiensis* + 5 *Cl. albidigitus*.

---

# 4. DISCUSIÓN

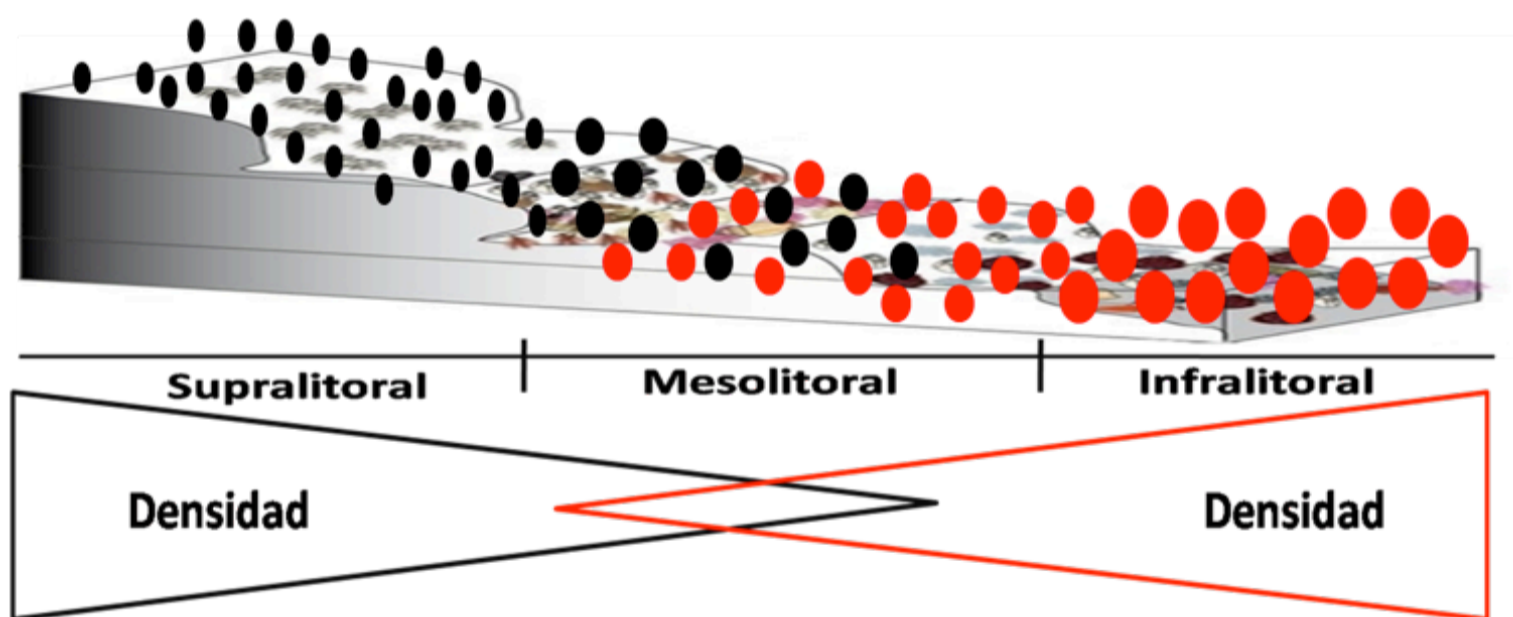
## FUERZA DE COMPETENCIA

La fuerza de la competencia intraespecífica e interespecífica se ha cuantificado en pocos estudios (Weber y Fausch, 2003). Es decir, aunque los efectos de ambos tipos de competencia se han explorado en diversos grupos biológicos (invertebrados, peces, anfibios, reptiles, etc.), la mayor parte de los estudios no permiten concluir de manera precisa la importancia relativa de la competencia interespecífica en la repartición de recursos. La competencia intraespecífica está presente siempre que haya dos individuos de la misma especie compartiendo la necesidad por un recurso limitado; por lo tanto, la importancia relativa de la competencia interespecífica se evalúa a través del cambio en la distribución de recursos cuando las dos especies están presentes. En este trabajo estimamos la importancia de la competencia interespecífica en la distribución de recursos en dos especies de cangrejos ermitaños en diferentes escenarios de disponibilidad relativa de recursos (conchas de gasterópodos) variando la densidad de individuos. Nuestros resultados indican que la competencia interespecífica es la fuerza que determina la distribución de conchas de gasterópodos entre los cangrejos ermitaños *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis*.

La mayoría de las investigaciones realizadas en diferentes grupos animales refieren a la competencia intraespecífica como la fuerza predominante en la distribución de los recursos. Esto se fundamenta en que los individuos que pertenecen a una misma especie comparten un mayor número de características y requerimientos entre ellos que con los organismos de otras especies con las que conviven y compiten (Mayden, 1989; Evans, 1991; Fausch, 1998; Begon *et al.*, 2006; Galeano y Harms, 2016). La mayor parte de las poblaciones simpátricas de cangrejos ermitaños expresan partición de recursos como una forma de disminuir la competencia por conchas (en esos casos, la competencia intraespecífica prevalece sobre la interespecífica (e.g., Hazlett, 1970, 1980; Bertness, 1981b; Abrams, 1981a, 1982; Abrams *et al.*, 1986 y Gherardi, 1990). Sin embargo, la fuerza de la competencia interespecífica se incrementa en la medida que la partición de recursos entre las poblaciones es menor; o bien la cantidad y calidad de conchas disminuye. La partición de conchas de gasterópodos en los cangrejos ermitaños se expresa a través de un uso disímil que resulta de diferencias en preferencia por tipos o especies de concha (Kellogg, 1977; Abrams, 1981a; Bertness, 1980), horas de actividad

(Turra y Denadai, 2003), sesgos en la talla corporal (Fotheringham, 1976; Turra y Leite, 2003) y uso de diferentes micro hábitats y niveles del intermareal (Vance, 1972; Kellogg, 1977; Gherardi y Nardone, 1997).

Un factor importante que puede modular la fuerza de la competencia es la distribución de diferentes especies a lo largo del litoral rocoso. Las especies del género *Clibanarius* se distribuyen principalmente en la zona superior del litoral (Taylor 1978; Gherardi, 1990; Sant'Anna *et al.*, 2006), mientras que las especies de *Calcinus* se distribuyen mayormente en la zona inferior (Tran *et al.*, 2014). En el litoral rocoso de Troncones, la zona supra y mesolitoral es habitada principalmente por *Cl. albidigitus*, mientras que los individuos de *Ca. californiensis* habitan predominantemente en la zona meso e infralitoral (Figura 9). Ambas especies coexisten en la franja mesolitoral donde la competencia interespecífica se intensifica debido a que los ermitaños son de talla similar y ambas especies comparten preferencia por las mismas conchas de gasterópodos (Alcaraz y Kruesi, 2017). Asimismo, la segregación parcial de *Ca. californiensis* y *Cl. albidigitus* hacia las zonas infra y supralitoral, respectivamente, puede favorecer la repartición de los recursos disminuyendo la importancia relativa de la competencia interespecífica respecto a la intraespecífica.



**Figura 9.** Esquema que describe la distribución, coloración y tallas de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en el litoral rocoso de Troncones, Guerrero. *Clibanarius albidigitus* (negro) se distribuye en la zona supra y meso litoral. *Calcinus californiensis* (rojos) se distribuye en la zona meso e infralitoral.

Los individuos de *Ca. californiensis* obtuvieron más conchas por interferencia en los escenarios de competencia interespecífica que los de individuos de *Cl. albidigitus*. La mayor cantidad de conchas obtenidas por *Ca. californiensis* al competir por interferencia

contra *Cl. albidigitus* coincide con información de diferentes especies pertenecientes al género *Calcinus* las cuales ocupan y obtienen mejores conchas por interferencia cuando compiten contra especies del género *Clibanarius* (Tabla 9). Sin embargo, las especies del género *Clibanarius* se describen por lo general como mejores competidores por explotación. Esta habilidad, podría ser una modificación de este género para disminuir los efectos de la competencia por interferencia que resultan de la mayor capacidad de *Calcinus* de obtener recursos por este mecanismo (Bertness, 1981a; Gherardi, 1990; Busato *et al.*, 1998; Turra y Denadai, 2004).

**Tabla 9.** Mecanismo de competencia dominante entre cangrejos ermitaños en la obtención de recursos. *Clibanarius* (Cl), *Calcinus* (Ca).

<b>Autor</b>	<b>Especies competidoras *especie ganadora</b>	<b>Mecanismo de competencia dominante</b>	
Hazlett, 1970.	<i>Cl. zebra</i>	<i>Ca. latens*</i> , <i>Ca. laevimanus*</i>	Interferencia
Bach <i>et al.</i> , 1976.	<i>Cl. tricolor</i> , <i>Cl. antillensis</i>	<i>Ca. tibicen*</i>	Interferencia
Bertness, 1980; 1981a, b.	<i>Cl. albidigitus</i> , <i>Pagurus sp.</i>	<i>Ca. obscurus*</i>	Interferencia.
Abrams, 1981a.	<i>Cl. albidigitus</i> ,	<i>Ca. obscurus*</i>	Interferencia
Abrams, 1981b.	<i>Cl. viriscens</i>	<i>Ca. latens*</i>	Interferencia
Abrams, 1982.	<i>Cl. tricolor</i> , <i>Cl. albidigitus</i> , <i>Cl. viriscens</i>	<i>Ca. laevimanus*</i> , <i>Ca. obscurus*</i> , <i>Ca. tibicen*</i>	Interferencia
Gherardi, 1990.	<i>Cl. erythropus</i>	<i>Ca. ornatus*</i>	Interferencia
Turra y Denadai, 2004.	<i>P. criniticornis</i> , <i>Cl. antillensis</i>	<i>Ca. obscurus*</i>	Interferencia
Busato <i>et al.</i> , 1998.	<i>Cl. erythropus*</i>	<i>Ca. tubularis*</i>	Explotación
Alcaraz y Kruesi, 2017.	<i>Cl. albidigitus*</i>	<i>Ca. californiensis.</i>	Explotación



---

La cantidad relativa de individuos de diferentes especies es un factor que puede mediar los efectos de la competencia intra e interespecífica (Blanchet *et al.*, 2008). Los individuos de *Ca. californiensis* obtuvieron más conchas por interferencia que los de *Cl. albidigitus*, independientemente de la densidad de individuos de ambas especies. Nuestros resultados son consistentes con la literatura que menciona a los individuos del género *Calcinus* como mejores competidores por interferencia a pesar de encontrarse en desventaja numérica respecto a individuos del género *Clibanarius* (Abrams, 1981b; Bertness, 1981a; Turra y Denadai, 2004). Un ejemplo que demuestra esta condición es *Calcinus obscurus* quienes obtienen mayor número de conchas por interferencia al competir contra *Clibarius albidigitus* a pesar de encontrarse en un condición de desventaja numérica (Abrams, 1981a; Bertness, 1981a). Otro ejemplo es *Calcinus latens* los cuales obtienen mayor número de conchas aun y cuando la cantidad de individuos de *Clibanarius viriscens* era superior (Abrams, 1981b).

La habilidad competitiva o potencial de retención de recursos (RHP, por sus siglas en inglés) se relacionada principalmente con la talla corporal y el tamaño del armamento (Parker, 1974). La talla de los ermitaños utilizados en los experimentos era similar. Sin embargo, *Ca. californiensis* tiene quelípedos de mayor tamaño que los individuos de *C. albidigitus* de talla similar. La dominancia de las especies pertenecientes al género *Calcinus* podría estar determinada por el tamaño de las quelas, ya que en su mayoría las especies de *Calcinus* poseen una quela (izquierda) más desarrollada que la derecha (Poupin y Bouchard, 2006), a diferencia de las especies del género *Clibanarius* que poseen un par de quelas que aparentemente son de tamaño similar y menor a las de *Calcinus*. La diferencia interespecífica en la talla del armamento se ha reportado para diferentes especies de *Calcinus* y *Clibanarius*.

Y aunque no se ha demostrado, diferentes autores proponen que la dominancia de los individuos del género *Calcinus* sobre los de *Clibanarius* puede asociarse con esta asimetría interespecífica en el RHP. Abrams (1982) observó que entre diferentes especies de ermitaños habitantes del intermareal, las especies que poseen un quelípedo de mayor tamaño (e.g., *Calcinu stibicens*, *Ca. obscurus*, *Ca. laevimanus*) son las que dominan sobre las especies de quelípedos más pequeños (e. g., *Clibanarius tricolor*, *Cl. albidigitus* y *Cl. virescens*). En esta investigación, los individuos de *Ca. californiensis* y *Cl. albidigitus* coinciden con dichos patrones de tamaño en las quelas; por lo tanto, esta diferencia en el tamaño de las quelas podría favorecer a los individuos de *Ca. californiensis* en encuentros agonísticos sobre los de *Cl. albidigitus*.



---

La coloración de los individuos se ha propuesto también como un buen indicador del dominio entre diferentes individuos (Dijkstra *et al.*, 2005; Anderson y Grether 2010; Elmer *et al.*, 2010). Se han realizado estudios en diversos grupos animales como peces (Dijkstra *et al.*, 2005; Guderley y Couture 2005), reptiles (Healey *et al.*, 2007; Huygheet *al.*, 2007), aves (Crowley y Magrath 2004; Pryke y Griffith 2006), primates (Setchell y Wickings 2005), anfibios (Galeano y Harms, 2016), que demuestran que la coloración rojiza o anaranjada están asociadas a individuos que tienen una mayor agresividad, obtienen mayor número de recursos (Galeano y Harms, 2016) y tienen un dominio sobre sus competidores (Pryke, 2009). Mientras que los individuos de color verde han sido descritos como subordinados, con una velocidad de respuesta más lenta y con una menor agresividad (Galeano y Harms, 2016). Los individuos del género *Calcinus* (e.g., *Ca. californiensis*, *Ca. obscurus*, *Ca. tubularis*, *Ca. mclaughlinae*) son especies que poseen un color rojo (Poupin y Bouchard, 2006); mientras que los individuos de las especies del género *Clibanarius* (e.g., *Cl. albidigitus*, *Cl. vittatus*, *Cl. erythropus*) son especies de color oscuro (verde oscuro, negro; Bertness, 1980). La diferencia en la coloración entre estos géneros de ermitaños en esta y en otras investigaciones puede estar asociada al éxito en combate de los individuos del género *Calcinus* sobre los individuos de *Clibanarius*.

La coexistencia de varias especies de cangrejos ermitaños se explica generalmente por la partición de recursos relacionada con el tamaño de las especies coexistentes (Kellogg, 1977), así como por el tipo y especie de concha preferida (Kellogg, 1977; Gherardi, 1990). En diversas especies de ermitaños, la coexistencia puede explicarse por la partición de recursos en términos de la preferencia por diferentes conchas de gasterópodos. Por ejemplo, las especies de ermitaños *Calcinus ornatus* y *Clibanarius erythropus* ocupan el mismo microhábitat (camas de *Posidonia*); pero difieren en la preferencia de conchas; mientras que *Ca. ornatus* prefiere conchas con epifauna, *Cl. erythropus* prefiere conchas sin epifauna (Gherardi, 1990). Otros ejemplos en los que las diferencias interespecíficas en la preferencia de concha favorecen la coexistencia de diferentes especies refieren a *Pagurus acadianus* y *P. pubescens* (Grant y Ulmer, 1974), así como a *Calcinus tibicen* y *Clibanarius antillensis* (Floeter *et al.*, 2000).

La coexistencia de *Cl. albidigitus* y *Ca. californiensis* en el litoral rocoso de Troncones, Guerrero, puede ser explicada a través de los efectos de la competencia interespecífica, la cual demostró ser más importante que la intraespecífica en la determinación del patrón de ocupación de conchas adecuadas debido a que explica mejor la distribución de conchas después de un combate entre estas dos especies de ermitaños. La mayor habilidad competitiva de *Ca. californiensis* al competir por interferencia respecto a *Cl.*

---

*albidigitus* en la franja del intermareal donde ambas especies coexisten refleja la ocupación de conchas en el campo dado que *Cl. albidigitus* ocupa con mayor frecuencia conchas subóptimas cuando está en coexistencia con *Ca. californiensis*.

---

## 5. CONCLUSIÓN

1. La competencia interespecífica fue más importante que la competencia intraespecífica para obtener una concha adecuada entre *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus*.
2. El aumento en la densidad o las diferencias en la proporción relativa de individuos de *Cl. albidigitus* no afectó el éxito de *Ca. californiensis* para obtener recursos.
3. El número de conchas obtenidas por *Ca. californiensis* en escenarios de competencia intraespecífica e interespecífica fue consistentemente mayor que el de *Cl. albidigitus* en los mismos escenarios.

---

## 6. REFERENCIAS

- Abrams, P. A. 1980a. Competition in an Indo-Pacific hermit crab community. *Oecologia*, 51:240-249.
- Abrams, P. A. 1980b. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia*, 46:365-379.
- Abrams, P. A. 1981a. Shell fighting and competition between two hermit crab species in Panama. *Oecologia*, 51:84-90
- Abrams, P. A. 1981b. Alternative methods of measuring competition applied to two Australian hermit crabs. *Oecologia*, 51:233-239.
- Abrams, P. A. 1982. Frequencies of interspecific shell exchanges between hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61:99-109.
- Abrams, P. A., C. Nyblade y S. Sheldon. 1986. Resource partitioning and competition for shells in a subtidal hermit crab species assemblage. *Oecologia*, 69:429-445.
- Aho, T., M. Kuitunen, J. Suhonen, A. Jännti y T. Hakkari. 1999. Reproductive successes of Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, lower in territories with wood ants. *Ecology*, 80(3): 998-1007.
- Alcaraz, G. y K. Kruesi. 2009. The role of previous shell occupancy in the wild on laboratory shell choice by the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 42(1):55-62.
- Alcaraz, G., C. E. Chávez-Solís, K. Kruesi. 2015. Mismatch between body growth and shell preference in hermit crabs is explained by protection from predators. *Hydrobiologia*, 743:151-156.
- Alcaraz, G. y K. Kruesi. 2017. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-8.
- Alongi, D. M. 1989. The role of soft-bottom benthic communities in tropical mangrove and coral reef ecosystems. *Review in Aquatic Science*, 1:243-280.
- Anderson, C. N., y G. F. Grether. 2010. Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681):549-555.
- Arce, E. y G. Alcaraz. 2011. Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, 75(1):121-128.
- Bach, C., B. Hazlett y D. Rittschof. 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius Tricolor*. *Ecology*, 57(3):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(2):95-104.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4ta ed. Blackwell Publishing's. Oxford, UK. 227-239 pp.
- 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):1-16.
- Bertness, M. D. 1981a. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology*, 62(2):411-425.
- Bertness, M. D. 1981b. Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. *Ecology*, 62(3):751-761.
- Bertness, M. D. 1982. Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: An interoceanic comparison. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 64(2, 1):159-187.
- Blanchet, S. G., G. Loot, L. Bernatchez y J. J. Dodson. 2008. The effects of abiotic factors and intraspecific versus interspecific competition on the diel activity patterns of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65:1545-1553.
- Briffa, M. y L. Sneddon. 2010. *Contest behavior*. In: Evolutionary behavioral ecology (Ed. by Westneat, D. F. y C. W. Fox), Oxford: Oxford University Press. 246-265 pp.
- Busato, P., C. Benvenuto y F. Gherardi. 1998. Competitive dynamics of a Mediterranean hermit crab assemblage: the role of interference and exploitative competition for shells. *Journal of Natural History*, 32(10-11):1447-1451.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31(1):343-366.
- Childress, J. R. 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology*, 53(5):960-964.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3:169-192.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122(5):661-696.
- Crowley, C. E. y R. D. Magrath. 2004. Shields of offence: signalling competitive ability in the dusky moorhen, *Gallinula tenebrosa*. *Australian Journal of Zoology*, 52:463-474.
- Cross, W. F. y A. C. Benke. 2002. Intra- and interspecific competition among coexisting lotic snails. *OIKOS*, 96:251-264.
- Dijkstra, P. D., O. Seehausen y T. G. Groothuis. 2005. Direct male-male competition can facilitate invasion of new colour types in Lake Victoria cichlids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(2):136-143.

- 
- Dominiciano, L. C. D., S. F. Bouzi, 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.
- Doty, M. S. 1957. Rocky intertidal surfaces. *Geological Society of America Memoirs*, 67:535-586.
- Elmer, K. R., H. Kusche, T. K. Lehtonen y A. Meyer. 2010. Local variation and parallel evolution: morphological and genetic diversity across a species complex of neotropical crater lake cichlid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365(1547): 1763-1782.
- Evans, E. W. 1991. Intra versus interspecific interactions of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) attacking aphids. *Oecologia*, 87:401-408.
- Fausch, K. D. 1998. Interspecific competition and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): on testing effects and evaluating the evidence across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55 (1):218-231.
- Floeter, S. R., R. C. Nalesso, M. M. P. Rodrigues, y A. Turra. 2000. Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(6): 1053-1059.
- Flores-Rodríguez, P., R. Flores-Garza, S. García-Ibáñez, y A. Valdés-González, 2007. Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 78:33-40.
- Forrester, G. E. B. Evans, M. A. Steele y R. R. Vance. 2006. Assessing the magnitude of intra- and interspecific competition in two coral reef fishes. *Oecologia*, 148:632-640.
- Fotheringham, N. 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57:570-578.
- García, A. E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM, México DF. 246 pp.
- García, S., R. Flores, P. Flores y A. Valdés. 2004. Densidad y tallas de *Plicopurpura patula* relacionadas con el sustrato y oleaje en la costa rocosa de Guerrero, México. *Hidrobiológica*, 14(2):127-136.
- Galeano, S. P. y K. E. Harms. 2016. Coloration in the polymorphic frog *Oophaga pumilio* associates with level of aggressiveness in intraspecific and interspecific behavioral interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70:83-97.
- Gallo, G. J., B. Fried y C. W. Holliday, 1984. Effects of desiccation on survival and hemolymph of the freshwater snail, *Helisoma trivolvis*. *Comparative Biochemistry Physiology*, 78(2): 295-296.
- Garrity, S. D. y S. C. Levings. 1981. A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods direct, indirect and community effects. *Ecological Monographs*, 51(3):267-286.

- 
- Gherardi, F. 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143(3):221-238.
- Gherardi, F. y F. Nardone. 1997. The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage. *Crustaceana*, 70(5):608-629.
- Giller, P. S. y B. M. Doube. 1989. Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 58(1):129-142.
- Goldberg, D. E. y L. Fleetwood. 1987. Competitive Effect and response in four annual plants. *Journal of Ecology*, 75(4):1131-1143.
- Grant Jr, W. C. y K. M. Ulmer. 1974. Shell selection and aggressive behavior in two sympatric species of hermit crabs. *The Biological Bulletin*, 146(1):32-43.
- Guerrero, M. de O. E. F. 2015. Ocupación, preferencia y competencia por conchas de gasterópodos en dos especie de cangrejos ermitaños. Tesis de licenciatura, UNAM. 44pp.
- Gustafsson, C. y J. Ehrlén. 2003. Effects of intraspecific and interspecific density on the demography of a perennial herb, *Sanicula europaea*. *OIKOS*, 100:317-324.
- Guderley, H. y P. Couture. 2005. Stickleback fights: why do winners win? Influence of metabolic and morphometric parameters. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78:173-181.
- Haldane, J. B. S. 1953. Animal populations and their regulation. *New Biology*, 15:9-24.
- Hazlett, B. A. 1970. Interspecific shell fighting in three sympatric species of hermit crabs in Hawaii. *Pacific Science*, 24:472-482.
- Hazlett, B. A. 1972. Shell fighting and sexual behavior 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, Evolution and Systematics*, 12:1-22.
- Healey, M., T. Uller y M. Olsson. 2007. Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Animal Behaviour*, 74(2):337-341.
- 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.
- Huyghe, K., B. Vanhooydonck, A. Herrel, Z. Tadic, y R. Van Damme, 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47:211-220.
- Kellogg, W. C. 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22:101-111.
- Kellogg, C.W., 1977. Coexistence in a hermit crab ensemble. *Biological Bulletin*. (153):133-144.
- Lambeck, R. J. 2002. Focal species and restoration ecology: Response to Linden Mayer *et al.*, *Conservation Biology*, 16(2):549-551.
- Little, C. y J. A. Kitching, 1996. *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, Nueva York, 240 p.



- 
- Mayden, R. L. 1989. Phylogenetic studies of North American minnows, with emphasis on the genus *Cyprinella* (Teleostei: Cypriniformes). *University of Kansas, Museum of Natural History*, 80:1-189.
- Maynard, S. y G. Parker. 1976. The logic of asymmetric contest. *Animal behavior*, 24:159-175.
- McLean, R. 1983. Gastropod shells: A dynamic resource that helps shape benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 69(2, 6):151-174.
- Miller, T. E. 1995. Evolution of *Brassica rapa* L. (Cruciferae) populations in intra- and interspecific competition. *Evolution*, 49(6):1125-1133
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1):223-243.
- Poupin, J. y J. M. Bouchard. 2006. The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema*, 28(2):465-486.
- Pryke, S. R. y S. C. Griffith. 2006. Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the colour polymorphic Gouldian finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 273:949-957.
- Pryke, S. R. 2009. Is red an innate or learned signal of aggression and intimidation? *Animal Behaviour*, 78(2):393-398.
- Reese, E. S. 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Zoologist*, 9(2): 343-355.
- Sant'Anna, B. S., C. M. Zangrande, A. L. Reigada, y M. A. Pinheiro. 2006. Shell utilization pattern of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Crustacea, Anomura) in an estuary at São Vicente, State of São Paulo, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 96(2):261-266.
- Sant'Anna B. S., L. C. Da C. Dominiciano, S. F. Buozi 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.
- Setchell, J. M. y E. J. Wickings. 2005. Dominance, status signals and coloration in male mandrills (*Mandillus sphinx*). *Ethology*, 111:25-50.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145):27-39.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition: Despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought. *American Scientist*, 70(6):586-595.
- Snyder-Conn, E. 1980. Arthropoda: Crustacea Paguroidea and Coenobitoidea (hermit crabs). *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*, 19:275-285.
- Stephenson, T. y A. Stephenson. 1949. The universal features of zonation between tides on rocky coasts. *Ecology*, 37:289-305.
- Taylor, J. D. 1978. Zonation of rocky intertidal surfaces. Pp.139-148. In: D. R. Stoddart y R. D. Johannes (Eds). *Coral reefs: research methods*. UNESCO, Londres, Reino Unido, 581 p.



- 
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. *Limnology and Oceanography*, 28:1043-1045.
- Tran, M. V., M. O'Grady, J. Colborn, K. Van Ness y R. W. Hill. 2014. Aggression and food resource competition between sympatric hermit crab species. *PLoS ONE*, 9(3):e91823.
- Turra, A. M. R. Denadai. 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(3):1-8.
- Turra, A. y M. R. Denadai. 2004. Interference and exploitation components in interespecific competition between sympatric intertidal hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 310(2):183-193.
- Turra, A. y F. P. P. Leite. 2003. The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology and shell-species selection. *Marine Ecology Progress Series*, 265:155-163.
- Underwood, A. J. 1986. *The analysis of competition by field experiments*. In: Kikkawa, J. y D. J. Anderson (Eds). *Community ecology: pattern and process*. Blackwell, Oxford, 240-268p.
- Underwood, A. J. y K. R. Clarke. 2005. Solving some statistical problems in analyses of experiments on choices of food and on associations with habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318:227-237.
- Vance, R. R. 1972. Competition and mechanisms of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crab. *Ecology*, 53:1062-1072.
- Vegas, M. 1971. *Introducción a la ecología del bentos marino*. Departamento de asuntos científicos, Secretaria General, OEA, Washington D.C., 126 p.
- 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*. 1era ed. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, 114p.
- Waller, D. M. 1981. Neighborhood competition in several violet populations. *Oecologia*, 51(1): 116-122.
- Weber, E. D. y K. D. Fausch. 2003. Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology and evidence for competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60:1018-1036.
- Williams, G., 1994. The relations between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 178:79-95.