

PATRONES DE OCUPACIÓN DE CONCHAS POR *CALCINUS OBSCURUS* (CRUSTACEA: DIOGENIDAE) EN ISLA GORGONA.

Laksmi Vanesa Gallego Guzman

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: laksmi.gallego@correounivalle.edu.co

Edgardo Londoño-Cruz

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: edgardo.londono@correounivalle.edu.co

Juan Felipe Lazarus Agudelo

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: jflazarus@gmail.com

RESUMEN

Cada población de cangrejos ermitaños tiene sus propios patrones de ocupación de conchas de acuerdo a múltiples factores que intervienen en la escogencia. Existe poca información ecológica sobre *Calcinus obscurus* en Isla Gorgona, motivo por el cual, el presente trabajo tuvo como objetivo conocer los patrones de ocupación de conchas por *C. obscurus* en dos sitios del intermareal rocoso. Se colectaron individuos durante dos períodos diferentes con dos propósitos, primero, identificar las conchas en campo, y segundo, realizar mediciones morfométricas a los individuos y sus respectivas conchas en laboratorio. *C. obscurus* ocupó 35 especies de conchas de gasterópodos, pero solo seis representaron más del 72%. Se estableció una correlación positiva entre el tamaño de los individuos y el tamaño de las conchas ocupadas, además, se determinó que los machos, hembras no ovígeras y hembras ovígeras ocupan las mismas especies de conchas, y se observó este mismo patrón en cada una de las clases de tamaños. Finalmente, se encontró que *C. obscurus* ocupa con mayor frecuencia conchas con una relación peso/longitud mayor, en un sitio con mayor exposición al oleaje. Los resultados sugieren que el patrón de ocupación encontrado, depende directamente de las dinámicas poblacionales de las especies de gasterópodos presentes en cada sitio, además, se considera que la exposición al oleaje es un factor que afecta de forma indirecta esta población de cangrejos ermitaños en los dos sitios estudiados en la Isla Gorgona.

Palabras clave: Cangrejo ermitaño, intermareal rocoso, Isla Gorgona, ocupación de conchas, gasterópodos.

ABSTRACT

Each population of hermit crabs has its own patterns of shell occupation according to multiple factors involved in shell choice. There is few ecological information on *Calcinus obscurus* in Gorgona Island, for this reason, the objective of the present study was to identify the patterns of occupancy of shells in the intertidal by *C. obscurus* in two rocky shores. Individuals were collected in two field trips in order to accomplish two purposes: first, to identify the shells used by the crabs in the field; and second to take morphometric measurements of the individuals and their shells in the laboratory. *C. obscurus* occupied 35 species of gastropod shells, but only six represented more than 72%. It was established that there is a positive correlation between the size of individuals and the size of the occupied shells, besides it was determined that males, non-ovigerous females and ovigerous females occupy the same species of shells, and the same pattern was observed in each of the size classes. Finally, it was found that *C. obscurus* occupied more frequently shells with a larger weight/length ratio in a site with higher wave exposure. However, the results suggest that the pattern of occupation found depends directly on the population dynamics of the gastropod species present at each site; moreover it is considered that wave exposure is a factor that affects indirectly hermit crab population in the two localities studied at Gorgona Island.

Key words: Hermit crab, Gastropod, Intertidal rocky shore, Shell occupation.

INTRODUCCIÓN

La ecología de la mayoría de los organismos abarca un conjunto de interdependencias complejas en las que cualquier especie depende de los recursos producidos por una o varias especies (Laidre 2011). Un buen ejemplo de dicha dependencia ecológica es el caso de los cangrejos ermitaños, que dependen de las conchas de gasterópodos como refugio, y que además ponen estas conchas en recirculación, las cuales de otro modo probablemente se enterrarían en el sedimento; estas conchas a su vez sirven como sustrato para que vivan otras especies (William & McDermott 2004). El estudio de la distribución y el estado de las comunidades es muy importante en los cangrejos ermitaños, ya que al carecer de interés comercial, han sido poco estudiados a pesar que desempeñan un papel importante en el equilibrio dinámico de los ecosistemas, dada su diversidad, impacto en la estabilidad de las redes tróficas e interacciones ecológicas (Martínez *et al.* 2012).

Los cangrejos ermitaños son crustáceos decápodos que tienen el abdomen descalcificado, lo que los obliga a utilizar conchas de gasterópodos como mecanismo para protegerse de las condiciones ambientales y de los depredadores (Vance 1972, Hazlett 1981). Las conchas son un recurso muy escaso en la naturaleza, las demandas de conchas por parte de las poblaciones de cangrejos ermitaños son mayores a la oferta de conchas vacías que van quedando a medida que los gasterópodos van muriendo (Fotheringham 1976, Kellogg 1976). Esto se puede constatar al observar a los cangrejos ermitaños usando conchas dañadas por la

erosión, o por el uso de otros “refugios” como tubos de poliquetos, rocas y madera, que no les brindan suficiente protección a las condiciones ambientales y los hacen vulnerables a la depredación. A pesar que este es un recurso limitado y determina la supervivencia, los ermitaños muestran marcadas preferencias por determinados tipos de conchas de gasterópodos (Dominciano *et al.* 2009). Los factores que afectan la escogencia y ocupación de las conchas son variados, pero se pueden dividir en dos grupos: intrínsecos y extrínsecos. Entre los primeros se encuentran la forma, el tamaño, el volumen interno, el peso, la calidad (*e.g.* grado de erosión), de las conchas (Conover 1978, Argüelles *et al.* 2009, Bach & Hazlett 2009). Entre los segundos, se puede contar con factores abióticos como el hábitat, la fuerza/velocidad de la corriente, la exposición al oleaje, y bióticos como la abundancia relativa de conchas locales y la competencia intra e interespecifica, entre otros (Scully 1979, Abrams 1982, Argüelles *et al.* 2009, Dominciano *et al.* 2009.). En este mismo sentido, la concha es un recurso que determina varios aspectos de la biología de los cangrejos ermitaños, como por ejemplo, el reclutamiento, el crecimiento de los individuos, el crecimiento poblacional, el tamaño de la camada, la fecundidad, la resistencia al estrés físico y en general la adecuación (fitness) de los individuos (Childress 1972, Fotheringham 1976, Bertness 1980, Hazlett 1981).

Estudios realizados sobre la ecología del comportamiento y la teoría de la adecuación de los cangrejos ermitaños, Childress (1972) y Hazlett (1981), sentaron

las bases para una amplia investigación acerca de la ecología y etología de este grupo taxonómico. A partir de esto, muchos temas han sido abordados sobre diferentes especies y comunidades de ermitaños, la mayoría de ellos tratando de explicar y entender el rol que cumple la concha como recurso determinante de sus dinámicas y estructuras poblacionales (Vance 1972, Turra & Denadai 2004, Laidre 2011, Peura *et al.* 2013). Se han evaluado diferentes poblaciones de cangrejos ermitaños, y se ha determinado que cada una tiene sus propios patrones de ocupación de acuerdo a los múltiples factores que intervienen en la escogencia (Arce & Alcaraz 2011, García & Mantelatto 2001). En Colombia, sin embargo, han sido pocos los estudios realizados sobre este tema; aunque cabe destacar el trabajo realizado por Zapata & Puentes (1992) en Isla Gorgona donde se documentaron los patrones en el uso de conchas por el cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus*. Por otro lado, para valorar el efecto que tienen las condiciones ambientales, se ha estudiado la relación que tiene la exposición al oleaje y los patrones de ocupación de conchas, encontrando que, algunas especies de ermitaños ocupan con mayor frecuencias conchas más pesadas y más gruesas en zonas expuestas al oleaje que en zonas protegidas (Argüelles *et al.* 2009, Arce & Alcaraz 2011,). En este mismo sentido, se ha evaluado el efecto del estrés hidrodinámico y peso de las conchas seleccionadas, encontrando para este caso selección de conchas significativamente más pesadas en canales de alta velocidad que en sitios de aguas quietas (Hahn 1998). En cuanto al uso de conchas en las diferentes clases de tamaños, se ha demostrado que algunas especies de

cangrejos ermitaños pasan por cambios ontogénicos en el uso de concha, en las diferentes clases de tamaños utilizan diferentes especies de conchas, probablemente, porque no todas las conchas están disponibles en todos los tamaños, es decir, que depende en gran medida de la disponibilidad de las conchas en el hábitat (Turra & Leite 2004, Argüelles-Tico *et al.* 2010, Straughan & Gosselin 2014). También se ha observado la existencia de diferencias entre sexos en el uso de las conchas, esto debido a que generalmente hay un dimorfismo sexual donde los machos tienden a ser más grandes que las hembras, y por lo tanto son competitivamente superiores en peleas intraespecíficas por la consecución del recurso (Yoshino & Goshima 2002).

Las especies del género *Calcinus* que habitan el Pacífico Oriental han recibido poca atención, y como resultado las identidades y distribuciones geográficas de algunas han permanecido poco claras (Poupin & Bouchard 2006). *Calcinus obscurus* está distribuida en el Pacífico Oriental desde California hasta Ecuador, en la costa continental colombiana ha sido reportada como una especie que habita las zonas intermareales rocosas de Isla Gorgona y Bahía Málaga (Lemaitre & Alvarez 1992, Lazarus-Agudelo & Cantera-Kintz 2007) y la costa chocona (Londoño-Cruz, com. Pers.). Siendo una especie común en la zona baja del intermareal rocoso (Poupin & Bouchard 2006).

En general, las conchas determinan la dinámica y estructura poblacional de las especies de ermitaños, la ocupación de estas conchas juega un papel importante en lo relativo al reciclaje de material calcáreo y proporcionando sustratos estables que favorecen el asentamiento de diversos

epibiontes (Martínez *et al.* 2012). Finalmente, en estudios recientes se ha encontrado que *C. obscurus* es una de las especies de macroinvertebrados más abundantes en los ecosistemas rocosos intermareales en Isla Gorgona (Londoño-Cruz *et al.* 2014), pero a pesar de esto, existe poca información ecológica sobre la especie en este lugar, motivo por el cual el objetivo de este trabajo fue conocer los patrones de ocupación de conchas de gasterópodos por *C. obscurus* en dos sitios del intermareal rocoso de la Isla Gorgona.

MÉTODOS

Organismo de estudio:

Calcinus obscurus (Anomura: Diogenidae), se reconoce por presentar en general una coloración negra con franjas naranja, pedúnculos oculares negros con una banda naranja estrecha proximal y una banda blanca estrecha cerca a la córnea, pedúnculo antenular negro con flagelo naranja, y pedúnculo antenal y flajelo naranja. Las quelas son negras con márgenes superiores de color naranja (Poupin & Bouchard 2006).

Área de estudio:

Gorgona (2°58'03" N - 78°10'49" W) ubicada a 30km del continente, es una isla de origen volcánico y la más grande en la costa del Pacífico colombiano (c.a. 13.3km²). Presenta una precipitación anual entre 4164 y 8176mm³, un promedio de humedad que supera el 90% y una temperatura media mensual de la superficie del mar entre 26 y 28°C. Se caracteriza por presentar diferentes ecosistemas como arrecifes coralinos, playas arenosas y costas rocosas, siendo éstas últimas las más extensas (Londoño-Cruz *et al.* 2014).

El muestreo se realizó en dos sitios: La Ventana (VEN) y La Camaronera (CAM). VEN es una plataforma rocosa localizada al sur de la isla que se caracteriza por ser un paisaje de grandes bloques y cantos rodados, haciendo de éste un ecosistema muy heterogéneo (Londoño-Cruz *et al.* 2014). CAM se encuentra en la costa occidental de la isla (frente al mar abierto), se destaca por la presencia de rocas fragmentadas por el alto grado de exposición al oleaje y charcos intermareales (Londoño-Cruz *et al.* 2012).

Toma de datos:

Se realizaron dos salidas de campo, la primera del 17 al 20 de mayo y la segunda del 30 de julio al 02 de agosto de 2015 (periodos de muestreo). El muestreo consistió en buscar individuos en los charcos intermareales, entre grietas y poros de las rocas durante una hora por persona (2 personas) en marea baja. Se recogieron individuos de dos formas simultáneas para diferentes objetivos: la primera (campo), individuos que fueron depositados juntos en frascos grandes para identificación *in situ*, y la segunda (colecta), de forma sistemática tomando el primer individuo de cada 20, el cual fue depositado individualmente en un frasco pequeño. Todos los cangrejos fueron llevados a un laboratorio de campo. Para campo, fueron contados e identificada la especie de concha ocupada por cada uno, con la ayuda de guías de identificación. Para colecta, los individuos fueron extraídos de sus conchas calentando con un mechero el ápice de las mismas, se conservaron en alcohol al 70% junto con sus respectivas conchas, y finalmente, se trasladaron a la Sección de Biología Marina de la Universidad del Valle, con el propósito de identificar el sexo de los individuos, y realizar

mediciones morfométricas de los individuos y sus respectivas conchas.

Fase de laboratorio:

Con la ayuda de un estereoscopio Nikon SMZ-1500 y el software NIS-Elements BR se midió la longitud del caparazón en milímetros (LC) (entendida como la distancia entre la punta del rostrum y el punto medio de la sutura cervical). Además, cada individuo se pesó (PC) en una balanza analítica ($\pm 0.001g$). El sexo de machos (M) y hembras no ovígeras (HNO) se determinó a partir de la posición del gonoporo usando un estereoscopio, y las hembras ovígeras (HO) se determinaron por la presencia de la masa de huevos. Por otra parte, las conchas fueron secadas en un horno por 24 horas a $60^{\circ}C$, posteriormente se pesaron (PCo) en una balanza analítica ($\pm 0.001g$) y se midió con un calibrador digital Vernier ($\pm 0.01mm$) la longitud total (LCo) (*i.e.* desde el ápice hasta el canal sifonal). Finalmente, se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible con la ayuda de guías especializadas y de los especímenes almacenados en la Colección de Referencia de Moluscos de Biología de la Universidad del Valle (CRM-UV).

Análisis estadísticos:

Los análisis estadísticos se realizaron con los datos tomados de las seis especies de conchas más frecuentemente ocupadas para colecta, debido a que representaron el 72,9% ($n=285$). Con PCo y LCo se determinó la variable relación peso/longitud de concha (P/L). La variable LC se designó como el tamaño de los individuos. Para las variables LC y P/L, se probó el supuesto de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (Levene). Como las variables

no cumplieron con los supuestos fueron transformadas con logaritmo natural. Después de la transformación, P/L no cumplió con los supuestos, para esta variable se realizaron pruebas de aleatorización. Se establecieron seis clases de tallas para mostrar la distribución de frecuencia de M, HNO y HO. Debido a que las abundancias en algunas de estas clases fueron bajas, se usaron tres clases de talla (pequeños $<2mm$, medianos $2-2,5mm$ y grandes $>2,5mm$) para realizar la comparación de frecuencia de ocupación.

Una prueba de chi-cuadrado fue usada para comparar la frecuencia de ocupación de las seis especies de conchas más ocupadas entre sitios, periodos, sexos y clases de talla. Además, este mismo análisis estadístico se usó para comparar las frecuencias de M, HNO y HO entre sitios y periodo; además, para determinar cómo es el patrón de ocupación (a partir de las frecuencias) de los sexos y las clases de talla entre los sitios. También, se realizaron correlaciones de Spearman para medir el grado de asociación o interdependencia entre las siguientes variables: LCo: LC, PCo: PC y P/L: P/L, para cada una de las 6 especies más ocupadas. Por otro lado, LC fue comparada entre sitios y periodos usando pruebas *t-Student*, además se realizaron dos ANOVA de una vía; la primera para evaluar diferencias de LC entre M, HNO y HO, y la segunda, para evaluar diferencias de LC entre las 6 especies de conchas más ocupadas. Al encontrar diferencias significativas, se realizaron pruebas de comparación múltiple (Tukey HSD). Finalmente, Para la variable P/L (como variable de respuesta), se realizaron cuatro pruebas de aleatorización (10.000 aleatorizaciones para cada una) variando el orden de aparición de los datos: La primera, para

evaluar si existían diferencias de P/L entre las especies; la segunda, para evaluar si existían diferencias de P/L entre pares de especies; la tercera, para evaluar el efecto de la interacción entre sitios y periodos de muestreos (factores) sobre P/L; y la cuarta, para evaluar si existían diferencias de P/L entre pares de combinaciones de sitios y periodos de muestreo. Para los análisis estadísticos se utilizaron los programas Statistica 6 y R versión 3.1.0. (R Core Team 2014).

Resultados

En total se identificaron en campo 7638 individuos, los cuales estuvieron repartidos en 35 especies de conchas, y se colectaron 391 los cuales ocuparon 25 especies de conchas. Las especies de conchas con mayor frecuencia de ocupación, tanto en campo como en colecta, fueron: *Tegula panamensis*, *Cerithium adustum*, *Cerithium uncinatum*, *Nerita funiculata*, *Cantharus ringens*, *Bursa corrugata* (para colecta) y *Columbella major* (para campo), representando más del 72%. Del total de individuos colectados, 45% fueron machos (M), 26% fueron hembras no ovígeras (HNO) y 29% hembras ovígeras (HO) (Tabla 1). Por otra parte, el ANOVA mostró diferencias significativas en LC entre M, HNO y HO ($F_{(2, 282)}=36,588$, $p<0,001$), siendo los M 21% más grandes que las HNO ($p<0,001$) y 13% más grandes que las HO ($p<0,001$); estas dos categorías también mostraron diferencias significativas entre ellas ($p<0,001$). Adicionalmente, en las distribuciones de frecuencias por clases de talla se puede observar que los individuos con menores tallas (<2mm) fueron en su mayoría H (HNO + HO), los individuos de tallas medias (2-2,5mm) estuvieron distribuidos

equitativamente entre M, HNO y HO, y en las tallas grandes (>2,5mm) predominaron los M (Fig. 1).

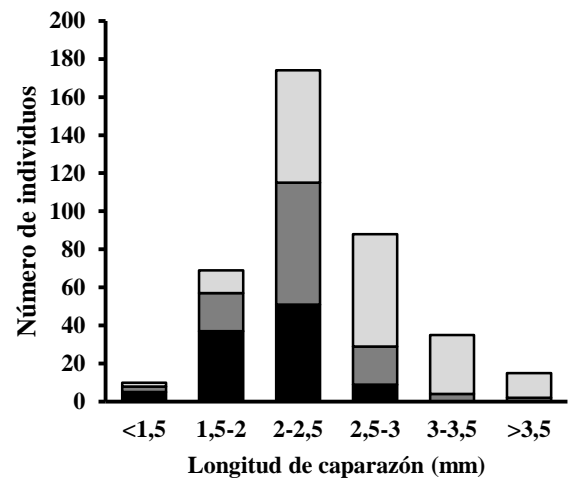


Figura 1. Distribución de frecuencias de longitud de caparazón (LC) para hembras (negro), hembras ovígeras (gris oscuro) y machos (gris claro) de *Calcinus obscurus* en Isla Gorgona.

La estadística descriptiva para las medidas de los cangrejos y las seis especies de conchas más ocupadas se reportan en la Tabla 2. Se observó una correlación positiva y significativa entre LC y LCo para cada una de las 6 especies de conchas más usadas ($p<0,05$) (Tabla 3). Por otro lado, se observó que la especie de concha tiene un efecto significativo sobre el tamaño del cangrejo que la ocupa ($F_{(5, 279)}=5,186$, $p<0,001$), siendo los tamaños de los cangrejos que ocupan *Cerithium uncinatum* significativamente diferente de los cangrejos que ocupan el resto de conchas ($p<0,05$) excepto la de *N. funiculata* ($p>0,05$). En este mismo sentido, las frecuencias de ocupación de la seis especies de conchas fueron significativamente diferentes entre las clases de talla ($\chi^2_{(0,05, 10)}= 21,916$; $p=0,016$). En general, se observa que la ocupación de estas conchas depende del

tamaño del cangrejo, los cangrejos pequeños ocupan con mayor frecuencia *C. uncinatum* y *N. funiculata*, medianos *C. adustum* y *T. panamensis* y grandes *B. corrugata* y *Cantharus ringens* (Fig. 2). Se observó una correlación positiva y significativa entre LC y LCo para cada una de las 6 especies de conchas más usadas ($p < 0,05$) (Tabla 3). Por otro lado, se observó que la especie de concha tiene un efecto significativo sobre el tamaño del cangrejo que la ocupa ($F_{(5, 279)} = 5,186$, $p < 0,001$), siendo los tamaños de los cangrejos que ocupan *Cerithium uncinatum* significativamente diferente de los cangrejos que ocupan el resto de conchas ($p < 0,05$) excepto la de *N. funiculata* ($p > 0,05$). En este mismo sentido, las frecuencias de ocupación de las seis especies de conchas fueron significativamente diferentes entre las clases de talla ($\chi^2_{(0,05, 10)} = 21,916$; $p = 0,016$). En general, se observa que la ocupación de estas conchas depende del tamaño del cangrejo, los cangrejos pequeños ocupan con mayor frecuencia *C. uncinatum* y *N. funiculata*, medianos *C. adustum* y *T. panamensis* y grandes *B. corrugata* y *Cantharus ringens* (Fig. 2). En adición, no se observaron diferencias significativas en la frecuencia de ocupación de las seis especies de conchas entre M HNO y HO ($\chi^2_{(0,05, 10)} = 15,545$; $p = 0,113$); sin embargo, se observó que los M ocuparon con mayor frecuencia *T. panamensis*, y las H *Cerithium adustum* y *C. uncinatum*.

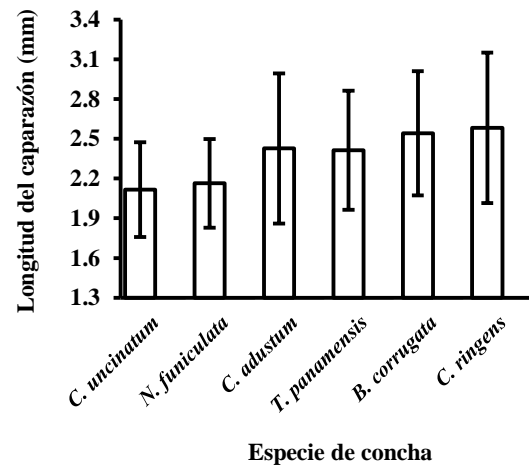


Figura 2. Longitud promedio (\pm DE) del caparazón de *Calcinus obscurus* presente en las conchas más ocupadas en Isla Gorgona.

Finalmente, también se observó una correlación positiva y significativa entre PCo y LCo para cada una de las 6 especies de conchas más usadas ($p < 0,05$) (Tabla 3). Cada una de estas especies de conchas tiene características de forma, tamaño y peso diferente, y su vez, una P/L determinada (Tabla 2), por ejemplo, *T. panamensis* y *N. funiculata* son más pesadas en relación a su longitud total, tomando valores mayores en comparación a especies como *C. adustum* y *C. uncinatum* que son más livianas. Siguiendo esta idea, el P/L fue significativamente diferente entre las especies ($p < 0,001$), donde *C. uncinatum* y *C. adustum* fueron significativamente diferentes respecto a las otras ($p < 0,05$). De esta manera, se observó la formación de dos grupos: especies de concha con P/L menor conformado por *C. uncinatum* y *C. adustum*, y conchas con P/L mayor como *B. corrugata*, *N. funiculata*, *Cantharus ringens* y *T. panamensis* (Fig. 3).

Tabla 1. Número total (n) y porcentajes (%) de especies de conchas ocupadas por el cangrejo ermitaño *Calcinus obscurus* para campo, colecta, hembras no ovígeras (HNO), hembras ovígeras (HO) y machos (M) en la Isla Gorgona.

	Campo n= 7638	Colecta n= 391	HNO n= 102	HO n=113	M n=176
Especie de concha	%	%	%	%	%
<i>Tegula panamensis</i>	24,31	23,53	27,45	15,93	26,14
<i>Cerithium adustum</i>	17,99	20,46	16,67	27,43	18,18
<i>Cerithium uncinatum</i>	13,62	10,74	10,78	15,93	7,39
<i>Nerita funiculata</i>	8,01	7,93	9,80	4,42	9,09
<i>Cantharus ringens</i>	5,26	5,63	3,92	6,19	6,25
<i>Bursa corrugata</i>	2,45	4,60	3,92	5,31	4,55
<i>Turbo saxosus</i>	3,84	3,58	0,00	0,00	7,95
<i>Columbella strombiformis</i>	4,26	3,32	5,88	5,31	0,57
<i>Columbella major</i>	3,64	2,81	2,94	6,19	0,57
<i>Columbella sp.</i>	1,10	2,81	2,94	2,65	2,84
<i>Planaxis planicostatus</i>	4,06	2,81	2,94	2,65	2,84
<i>Cantharus sp.</i>	0,65	2,05	1,96	3,54	1,14
<i>Nassarius nassiformis</i>	1,49	2,05	3,92	0,88	1,70
<i>Cantharus sanguinolentus</i>	1,65	1,53	0,00	0,88	2,84
<i>Vasula melones</i>	1,94	1,28	0,98	0,88	1,70
<i>Stramonita biserialis</i>	0,21	1,02	0,98	0,00	1,70
<i>Monoplex vestitus</i>	0,42	0,77	0,00	0,00	1,70
<i>Acanthais brevidentata</i>	0,31	0,51	0,98	0,00	0,57
<i>Mancinella triangularis</i>	1,43	0,51	0,00	0,00	1,14
<i>Mitra tristis</i>	-	0,51	0,98	0,88	0,00
<i>Vermetidae</i>	0,38	0,51	0,98	0,88	0,00
<i>Conus sp.</i>	0,08	0,26	0,00	0,00	0,57
<i>Hexaples sp.</i>	0,01	0,26	0,98	0,00	0,00
<i>Murexsul zeteki</i>	0,14	0,26	0,98	0,00	0,00
<i>Turbinidae</i>	-	0,26	0,00	0,00	0,57
<i>Natica sp.</i>	0,62	-	-	-	-
<i>Mitra lens</i>	0,56	-	-	-	-
<i>Trochidae</i>	0,52	-	-	-	-
<i>Ovulidae</i>	0,30	-	-	-	-
<i>Nerita scabricosta</i>	0,29	-	-	-	-
<i>Mitrella elegans</i>	0,16	-	-	-	-
<i>Leucozonia cerata</i>	0,12	-	-	-	-
<i>Tegula pellisserpentis</i>	0,07	-	-	-	-
<i>Opeatostoma pseudodon</i>	0,07	-	-	-	-
<i>Littorina sp.</i>	0,03	-	-	-	-
<i>Macrocyprea sp.</i>	0,01	-	-	-	-
<i>Cerithidea mazatlanica</i>	0,01	-	-	-	-

Tabla 2. Estadística descriptiva del tamaño y peso de *Calcinus obscurus* y las principales especies de conchas ocupadas. Promedio (\bar{X}), desviación estándar (DE), mínimo (Min) y máximo (Max).

Especie de concha	Peso Cangrejo (g)			Longitud Cangrejo (mm)			Peso Concha (g)			Longitud Concha (mm)			Peso/Longitud concha (g/mm)		
	$\bar{X} \pm DE$	Min	Max	$\bar{X} \pm DE$	Min	Max	$\bar{X} \pm DE$	Min	Max	$\bar{X} \pm DE$	Min	Max	$\bar{X} \pm DE$	Min	Max
<i>Tegula panamensis</i>	0,118±0,074	0,016	0,354	2,413±0,449	1,410	3,480	0,506±0,371	0,061	1,877	9,278±2,289	3,980	15,830	0,050±0,023	0,015	0,141
<i>Cerithium adustum</i>	0,144±0,100	0,019	0,470	2,427±0,567	1,420	4,200	0,839±0,715	0,133	3,288	21,472±5,504	8,790	36,950	0,035±0,020	0,010	0,095
<i>Cerithium uncinatum</i>	0,080±0,040	0,017	0,198	2,115±0,358	1,160	2,760	0,488±0,267	0,066	1,265	20,208±4,774	5,210	29,500	0,023±0,009	0,006	0,045
<i>Nerita funiculata</i>	0,102±0,058	0,019	0,227	2,164±0,334	1,420	3,070	0,596±0,360	0,146	1,573	12,045±2,842	6,560	17,670	0,047±0,022	0,020	0,129
<i>Cantharus ringens</i>	0,187±0,099	0,047	0,433	2,583±0,568	1,510	3,700	0,928±0,364	0,376	1,876	18,658±3,101	11,210	24,430	0,049±0,015	0,022	0,083
<i>Bursa corrugata</i>	0,139±0,058	0,050	0,252	2,541±0,469	1,740	3,660	0,899±0,462	0,174	1,888	20,419±3,245	12,880	27,050	0,042±0,016	0,013	0,074

Tabla 3. Valores del coeficiente de correlación (R), nivel de significancia del 95% (p) y número de individuos (n) de las correlaciones de Spearman entre variables, para cada una de las 6 especies de conchas más ocupadas por *Calcinus obscurus*. LCo: Longitud Concha (mm), LC: Longitud Cangrejo (mm), PCo: Peso Concha (g), PC: Peso Cangrejo (g).

Especie de concha	n	LCo:LC		PCo:PC		PCo:LCo	
		R	p	R	p	R	p
<i>Tegula panamensis</i>	92	0,7131	0,0000	0,8901	0,0000	0,9361	0,0000
<i>Cerithium adustum</i>	80	0,7476	0,0000	0,8193	0,0000	0,9398	0,0000
<i>Cerithium uncinatum</i>	42	0,5241	0,0004	0,7929	0,0000	0,9415	0,0000
<i>Nerita funiculata</i>	31	0,4591	0,0094	0,8914	0,0000	0,8488	0,0000
<i>Cantharus ringens</i>	22	0,4665	0,0286	0,7540	0,0001	0,7572	0,0000
<i>Bursa corrugata</i>	18	0,6405	0,0042	0,8122	0,0000	0,8968	0,0000

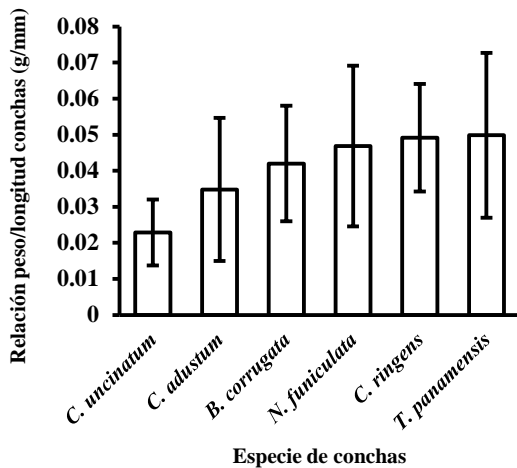


Figura 3. Relación Peso/longitud (\pm DE) de conchas ocupadas por *Calcinus obscurus* en Isla Gorgona.

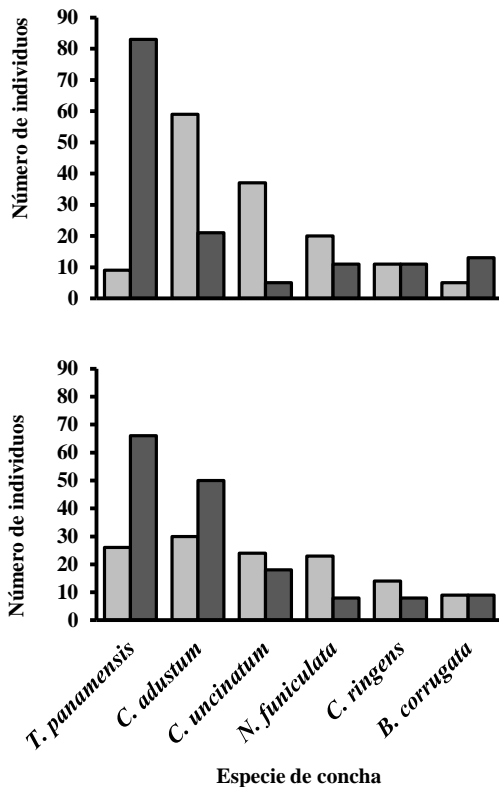


Figura 4. Frecuencia de ocupación de conchas de seis especies de gasterópodos, para sitios y periodos en Isla Gorgona. a: sitios, VEN (barra sin relleno), CAM (barra sólida). b: periodos, mayo (barra sin relleno), agosto (barra sólida).

Las abundancias de las seis especies de conchas más ocupadas, fueron significativamente diferentes entre los sitios ($\chi^2_{(0.05, 5)}=108,102$; $p<0.001$), y entre los periodos de muestreo ($\chi^2_{(0.05, 5)}=28,707$, $p<0,001$) (Fig. 4); siendo *Cerithium uncinatum* y *C. adustum* las especies más ocupadas en la VEN durante mayo y agosto respectivamente, mientras que *C. adustum* y *T. panamensis* fueron las más ocupadas en la CAM durante mayo y agosto respectivamente. Por otra parte, la LC fue similar entre sitios ($t =0,466$, $p=0,641$) y entre periodos de muestreo ($t =-0,055$, $p=0,955$), y las abundancias de M, HNO y HO, no difirieron entre los sitios ($\chi^2_{(0.05, 2)}= 3,594$, $p=0,166$), ni entre periodos de muestreo ($\chi^2_{(0.05,2)}= 1,455$, $p=0,483$). De todas formas se observó que las H fueron más abundantes que los M en ambos sitios y la mayor abundancia de HO se observó en la VEN. Por otro lado, la frecuencia de ocupación de conchas por M, HNO y HO entre sitios fue diferente ($p<0,001$, $df=5$) (Fig. 5). Similar a esto, el patrón de ocupación fue diferente para las tres clases de tallas entre sitios ($p<0,001$, $df=5$) (Fig. 6).

Finalmente, P/L fue significativamente diferente entre sitios ($p=0,004$), pero no hubo diferencias significativas entre los periodos ($p=0,457$). Sin embargo, la interacción entre estos factores fue significativa ($p=0,0125$), siendo las combinaciones VEN agosto - CAM agosto y CAM mayo - CAM agosto, significativamente diferentes ($p<0,05$) (Fig. 7).

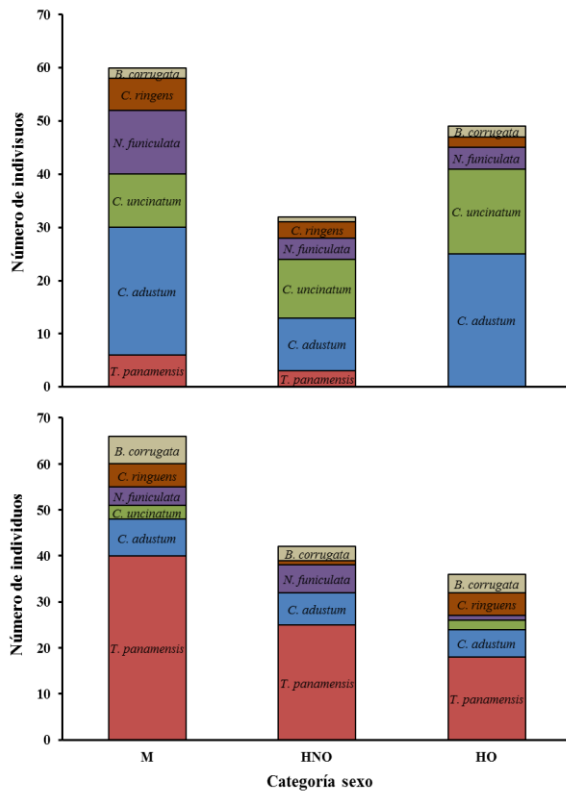


Figura 5. Frecuencia de ocupación de M, HNO y HO de *Calcinus obscurus* en dos sitios de Isla Gorgona. a: VEN, b: CAM. *Tegula panamensis* color rojo, *Cerithium adustum*; color azul, *Cerithium uncinatum* color verde, *Nerita funiculata*; color morado, *C. ringens* *Cantharus ringens* color café, *B. corrugata* *Bursa corrugata* color gris.

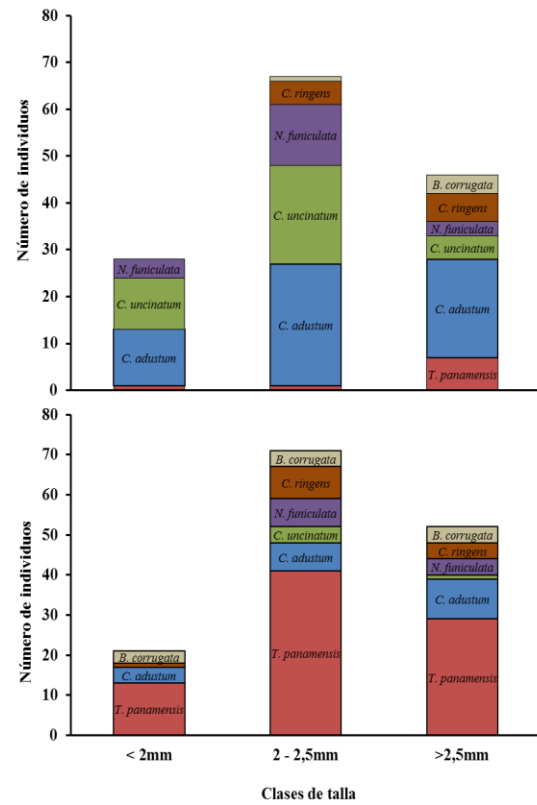


Figura 6. Frecuencia de ocupación por clases de tallas de *Calcinus obscurus* en dos sitios de Isla Gorgona. a: VEN, b: CAM. *Tegula panamensis* color rojo, *Cerithium adustum*; color azul, *Cerithium uncinatum* color verde, *Nerita funiculata*; color morado, *C. ringens* *Cantharus ringens* color café, *B. corrugata* *Bursa corrugata* color gris.

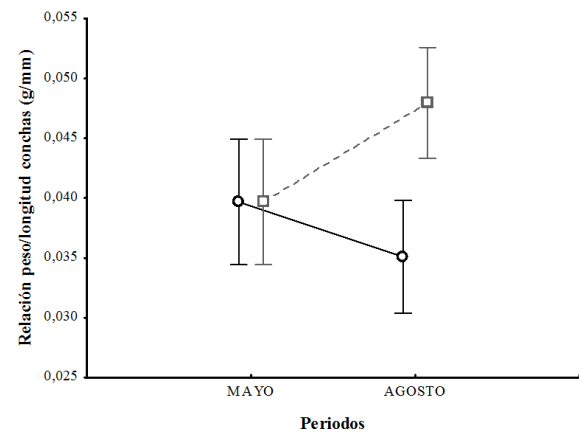


Figura 7. Promedio (+/- DE) de la relación peso/longitud de conchas (variable de respuesta) entre los periodos y los sitios de

muestreo (factores). Círculos VEN y cuadrados CAM.

DISCUSIÓN

El patrón de ocupación de conchas de los cangrejos ermitaños puede variar entre poblaciones de una misma especie ya que está influenciado por diferentes factores relacionados con la disponibilidad de un determinado tipo de concha, abundancia relativa y diversidad de la comunidad de gasterópodos, sus tasas de mortalidad, además de las características ambientales de la zona (Ohmori *et al.* 1995, Mantelatto & García 2000, Mantelatto & Meireles 2004, Mantelatto *et al.* 2010).

En la Isla Gorgona, *Calcinus obscurus* ocupa una cantidad amplia de especies de conchas, comparado con las ocupadas por la misma especie en Bahía de Panamá (Bertness 1980), y por *Calcinus tibicen* en el sur de Brazil (Mantelatto & García 2000); sin embargo, solo seis de estas especies son ocupadas con mayor frecuencia; la dominancia de ocupación de conchas se ha demostrado también para otras especies de cangrejos ermitaños (Bach & Hazlett 2009, Arce & Alcaráz 2011, Ayres-Peres *et al.* 2012). Esto puede deberse a que algunos tipos de conchas les proveen las mejores condiciones para enfrentarse a un ambiente difícil como lo es la zona intermareal. Las conchas, además de ofrecer protección contra depredadores, cumplen el papel de microhábitat, reduciendo el estrés hídrico y osmótico, y resguardando a los embriones, es por esto que la búsqueda y ocupación adecuada de las conchas resulta de vital importancia en el ciclo de vida del cangrejo, convirtiéndose en un parámetro determinante para el crecimiento y reproducción del mismo (Bertness 1981, Wada *et al.* 1997).

Por otra parte, observar un patrón diferencial de ocupación de las conchas entre las clases de talla de *C. obscurus* y una correlación positiva entre LCo: LC, aporta evidencia a la hipótesis del cambio de las especies de conchas a medida que crecen los cangrejos ermitaños, idea que ha sido probada tanto en campo como en laboratorio (Pardo *et al.* 2007, Straughan & Gosselin 2014).

Por otro lado, aunque los M son más grandes que las HNO y las HO, no se observaron diferencias en las frecuencias de ocupación de conchas entre sexos, lo cual puede ser explicado por dos razones: i) debido a que la mayoría de los individuos se encontraron en la misma clase de talla (2-2,5mm) y las abundancias entre los sexos fueron similares, es posible pensar que, para esta población, la competencia intraespecífica por las conchas no sea muy marcada, en contraste a lo reportado para *Pagurus geminus* y *Clibanarius virecens* en Japón (Imazu & Asakura 1994) y *Calcinus tibicen* en Brasil (Mantelatto & García 2000), donde las diferencias en la ocupación de conchas entre los sexos son explicadas a partir de la competencia intraespecífica; siendo los M son competitivamente superiores a las H al momento de enfrentarse por las conchas (Harvey 1990); ii) es posible que exista una sobreoferta de las conchas para ambos sitios, sin embargo, es necesario evaluar la comunidad de gasterópodos en la zona para confirmar esta hipótesis, pues se considera que las conchas son un recurso limitado para los cangrejos ermitaños (Fotheringham 1976, Kellogg 1976).

Respecto a los cambios en el patrón de ocupación de conchas entre los sitios, estos pueden ser explicados principalmente por las frecuencias de ocupación y no por el uso de diferentes especies de conchas, es

decir, *C. obscurus* ocupa las mismas especies de conchas para VEN y CAM, pero en abundancias relativas diferentes. Una posible explicación se puede relacionar con la razón P/L de las conchas, e.g. las conchas de *T. panamensis* son las más ocupadas en CAM y su relación P/L es alta; este sitio es expuesto, los cangrejos las ocupan posiblemente porque les proporciona mayor resistencia de ser arrastrados por las olas, siendo esto similar a lo reportado en otros estudios (Hahn 1998, Argüelles *et al.* 2009, Arce & Alcaraz 2011). En concomitancia, *C. obscurus* ocupó conchas más livianas (*C. adustum* y *C. uncinatum*) en el sitio protegido (VEN). En adición, una explicación alternativa a la ocupación diferencial de las conchas, es su alta disponibilidad en la zona, por ejemplo, Giraldo *et al.* (2012) reportan a *Cerithium sp.* como uno de los gasterópodos más abundantes en la zona submareal somera cerca a VEN. No obstante, se considera que la exposición al oleaje no es un factor que afecte de forma directa la ocupación de las conchas, y por el contrario, afecta directamente la distribución de gasterópodos en cada zona, modulando así la disponibilidad de conchas, y a su vez el patrón de ocupación de *C. obscurus*. En otras palabras, el patrón de ocupación entre poblaciones de la misma especie en diferentes áreas puede estar relacionado a la diversidad de la comunidad de gasterópodos en cada área (Ayes-Peres *et al.* 2012). Por otra parte, el no encontrar una diferencia en la estructura poblacional (*i.e.* talla de los individuos y abundancia de los sexos) de *C. obscurus* entre los sitios, podría indicar que las condiciones presentes en cada uno (heterogeneidad del paisaje, exposición al oleaje y disponibilidad de conchas) les permite a

los cangrejos sobrevivir, establecerse y mantenerse como especie, sin que sus dinámicas poblacionales sean afectadas de forma sustancial. En este estudio, no se evaluó la densidad poblacional de la especie, pero se pudo observar altas abundancias en ambos sitios.

El efecto de la interacción entre sitios y periodos sobre P/L, y la diferencia en la frecuencia de ocupación entre periodos, puede ser explicado por los cambios intrínsecos de las poblaciones de gasterópodos, ya que, en el primer periodo las frecuencias de ocupación fueron equitativas y, en el segundo periodo la ocupación fue principalmente sobre *T. panamensis* y *Cerithium sp.*, resultado contrastante con lo encontrado por Arce & Alcaraz (2011) en Troncones, México, quienes registran que las abundancias de las seis especies de conchas más ocupadas fueron similares entre dos periodos. Como se ha mencionado anteriormente, la alta ocupación de cierto tipo de concha puede ser debido a la disponibilidad de la misma; la alta ocupación de *T. panamensis* en CAM para el mes de agosto, concuerda con lo observado en campo, donde se registró, para este periodo y sitio, una mayor presencia de individuos vivos de este gasterópodo (observación en campo), relacionándose con lo propuesto con Laidre (2011) y Peura *et al.* (2013), quienes afirman que las frecuencias de ocupación de las conchas son determinadas por eventos de producción de conchas (mortalidad de gasterópodos). Aunque para el caso de *Cerithium sp.*, no se observaron individuos vivos debido a que habitan en la zona submareal, se asume que lo mismo podría estar ocurriendo para esta especie. Finalmente, se puede concluir que, el patrón de ocupación encontrado para *C. obscurus* en dos sitios en la Isla Gorgona,

se da por las diferencias en las frecuencias de ocupación y no por el uso exclusivo de algunas especies de conchas, y depende directamente de las dinámicas poblacionales de las diferentes especies de gasterópodos presentes en cada sitio, lo que podría modular parcialmente la estructura poblacional de *C. obscurus*. En adición, a pesar que *C. obscurus* ocupa conchas con un P/L mayor en el sitio con mayor exposición al oleaje, no implica que este factor determine de forma directa la ocupación de estas conchas, sino que es la disponibilidad de conchas en cada sitio el principal factor que modula dicha ocupación.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad del Valle, al Grupo de Investigación en Ecosistemas Rocoso Intermareales y Submareales Someros (LITHOS) y al Laboratorio de imágenes del postgrado en Ciencias-Biología de la Universidad del Valle, por proveer los espacios y equipos para el desarrollo del proyecto. A Parques Nacionales Naturales por otorgar el permiso de colecta, y en especial a los funcionarios del PNN Gorgona por su apoyo en la logística dentro del parque. A Levy Donovan Obonaga, Andres Felipe Carmona, Juan Felipe Ortega y Wilmar Alexander Torres, por su valiosa ayuda en diferentes etapas del proyecto.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. (1982), "Intraspecific shell exchange in the hermit crab *Clibanarius virescens* (Krauss)", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 59, pp. 89-101.
- Arce, E. and Alcaraz, G. (2011), "Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone", *Scientia Marina*, Vol. 75, pp. 121-128.
- Argüelles, A., Álvarez, F. and Alcaraz, G. (2009), "Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions", *Scientia Marina*, Vol. 73, No.4, pp. 717-723.
- Argüelles-Ticó, A., Álvarez, F. and Alcaraz, G. (2010), "Shell utilization by the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson 1862 (Crustacea Anomura) in intertidal rocky pools at Montepio, Veracruz, Mexico", *Tropical Zoology*, Vol. 23, pp. 63-73.
- Ayres-Peres, L., Ferreira Quadros, A. and Mantelatto, F.L. (2012), "Comparative analysis of Shell occupation by two southern populations of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Diogenidae)", *Brazilian Journal of Oceanography*, Vol. 60, No. 3, pp. 299-310.
- Bach, C.E. and Hazlett, B.A. (2009), "Shell shape affects movement patterns and microhabitat distribution in the hermit crabs *Calcinus elegans*, *C. laevimanus* and *C. latens*", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 382, pp. 27-33.
- 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*, Vol. 48, pp. 1-16.

- Bertness, M.D. (1981), "The influence of Shell-Type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura)", *Crustaceana*, Vol. 40, No. 2, pp. 197-205.
- Childress, J.R. (1972), "Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab", *Ecology*, Vol. 53, No.5, pp. 960-964.
- Conover, M.R. (1978), "The Importance of various shell characteristics to the shell-selection behavior of hermit crabs", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 32, pp. 131-142.
- Dominciano, L.C.C., Sant'Anna, B.S. and Turra, A. (2009), "Are the preference and selection patterns of hermit crabs for gastropod shells species-or site-specific?", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 378, pp. 15-21.
- Fotheringham, N. (1976), "Effects of shell stress on the growth of hermit crabs", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 23, pp. 299-305.
- García, R. B. and Mantelatto, F.L.M. (2001), "Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from Southern Brazil", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 265, pp. 1-14.
- Giraldo, A., Londoño-Cruz, E., Valencia, B., Herrera, L. and Cuéllar, L.M. (2012), "Macrofauna Asociada a los Ambientes Submareales Rocosos y Blandos del Parque Nacional Natural Gorgona", en Giraldo A. & Valencia B. (Ed.), *Isla Gorgona: paraíso de biodiversidad y ciencia. Primera Edición, Programa editorial Universidad del Valle, Cali, Colombia*. pp. 93-107.
- Hahn, D.R. (1998), "Hermit crab shell use patterns: response to previous shell experience and to water flow", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 228, pp. 35-51.
- Harvey, A. (1990), "Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*", *American Natural*, Vol. 136, pp. 292-304.
- Hazlett, B.A. (1981), "The behavioral ecology of hermit crabs", *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 12, pp. 1-22.
- Imazu, M. and Sakura, A. (1994), "Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 184, pp. 41-65.
- Kellogg, C.W. (1976), "Gastropod shell: a potentially limiting resource for hermit crabs", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 22, pp. 101-111.
- Laidre, M.E. (2011), "Ecological relations between hermit crabs and their shell-supplying gastropods: Constrained consumers", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 397, pp. 65-70.

- Lazarus-Agudelo, J.F. and Cantera-Kintz, J.R. (2007), "Crustáceos (Crustacea: Sessilia, Stomatopoda, Isopoda, Amphipoda, Decapoda) de Bahía Málaga, Valle del Cauca (Pacífico colombiano)", *Biota Colombiana*, Vol. 8, No.2, pp. 221-239.
- Lemaitre, R. and Alvarez, R. (1992), "Crustáceos decápodos del Pacífico colombiano: lista de especies y consideraciones zoogeográficas", *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras*, Vol. 21, pp. 33-76.
- Londoño-Cruz, E., Cantera, J., Rubio, E., Herrera-Paz, D., López de Mesa, L.A., Jimenez-Tello, P., Ramirez-Martinez, G., Arias, F., Cuellar, L.M., Prado, A. and Moreno-Gutierrez, X. (2012), "Ecosistemas rocoso intermareales del Parque Natural Nacional Gorgona", en Giraldo, A. and Valencia B. (Ed.), *Isla Gorgona: paraíso de biodiversidad y ciencia*. Primera Edición, Programa editorial Universidad del Valle, Cali, Colombia. pp. 73-91.
- Londoño-Cruz, E., López de Mesa-Agudelo, L., Arias-Galvez, F., Herrera-Paz, D., Prado, A., Cuellar, L.M. and Cantera, J. (2014), "Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical*, Vol. 62, pp. 189 -198.
- Mantelatto, F.L.M. and Garcia, R.B. (2000), "Shell utilization pattern of the hermit crab *Calcinus Tibicen* (Diogenidae) from Southern Brazil", *Journal of Crustacean Biology*, Vol. 20, No.3, pp. 460-467.
- Mantelatto, F.L. and Meireles, A. (2004), "The importance of Shell Occupation and Shell availability in the Hermit Crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) Population form the Southern Atlantic", *Bulletin of Marine Science*, Vol. 75, No. 1, pp. 27-35.
- Mantelatto, F.L., Fernandes-Góes, L.C., Fantucci, M.Z., Biagi, R., Pardo, L.M. and Góes, J.M. (2010), "A comparative study of population traits between two South American populations of the striped-legged hermit crab *Clibanarius vittatus*", *Acta Oecologica*, Vol. 36, No. 1, pp. 10-15.
- Martínez, B., Campos, N. H. and Bermúdez, A. (2012), "Distribución de cangrejos ermitaños (Anomura: Paguroidea) en el mar Caribe colombiano", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 60, No.1, pp. 233-252.
- Ohmori, H. Wada, S., Goshima, S. and Nakao, S. (1995), "Effects of body size and shell availability on the shell utilization pattern of the hermit crab *Pagurus filholi* (Anomura: Paguridae)", *Crustacean Research*, Vol. 24, pp. 85-92.
- Pardo, L.M., Piraud, F., Mantelatto, F.L. and Ojeda, F.P. (2007), "Ontogenetic pattern of resource use by the tiny hermit crab *Pagurus villosus* (Paguridae) from the temperate Chilean coast", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 353, pp. 68-79.
- Peura, J.F., Lovvorn, J.R., North, C.A. and Kolts, J.M. (2013), "Hermit crab population structure and association with gastropod shells in the northern Bering Sea", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 449, pp. 10-16.

- Poupin, J. and Bouchard, J.M. (2006), “The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae)”, *Zoosystema*, Vol. 28, No.2, pp. 465-486.
- R Core Team (2014), R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Wada, S., Ohmori, H., Goshima, S. and Nakao, S. (1997), “Shell size preference of hermit crabs depends on their growth rate”, *Animal Behavior*, Vol. 54, No. 1, pp. 1-8.
- Scully, E.P. (1979), “The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* say”, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 37, pp. 139-152.
- Straughan, N. A. and Gosselin, L. A. (2014), “Ontogenetic changes in shell preferences and resource partitioning by the hermit crabs *Pagurus hirsutiussculus* and *P. granosimanus*”, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 451, pp. 1-8.
- Turra, A. and Denadai, M.R. (2004), “Interference and exploitation components in interspecific competition between sympatric intertidal hermit crabs”, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 310, pp. 183-193.
- Turra, A. and Leite, F.P.P. (2004), “Shell-size selection by intertidal sympatric hermit crabs”. *Marine Biology*, Vol. 145, pp. 251-257.
- Williams, J.D. and McDermott, J.J. (2004), “Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates”, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 305, pp. 1-128.
- Vance, R.R. (1972). “Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs”, *Ecology*, Vol. 53, No. 6, pp. 1062-1074.
- Yoshino, K. and Goshima, S. (2002). “Sexual dominance in hermit crab shell fights: asymmetries in owner-intruder status, crab size, and resource value between sexes”, *Journal of Ethology*, Vol. 20, pp. 63-69.
- Zapata, F. A. and Puentes, V. (1992), “Patrones en el uso de conchas por el cangrejo ermitaño *Coenobita compressus* en la Isla de Gorgona, Colombia”, VIII Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar, pp. 670 - 681.