

USO DE CONCHAS DE GASTROPODOS POR EL CANGREJO ERMITAÑO *Pagurus comptus* WHITE, 1847 (Crustacea: Paguridae) EN EL INTERMAREAL ROCOSO DE CHILE CENTRO-SUR.

Trabajo presentado en las XI Jornadas de Ciencias del Mar, Viña del Mar, mayo 1991.

RUBEN E. SOTO ⁽¹⁾ Y MARIO GEORGE-NASCIMENTO ⁽²⁾

Ruben E. Soto ⁽¹⁾ y Mario George-Nascimento ⁽²⁾ : Use of gastropod shells by the hermit crab *Pagurus comptus* White, 1847 (Crustacea: Paguridae) in the rocky intertidal of South-Central Chile.

Knowledge on the biology of South American hermit crabs is scarce. Here we report the pattern of use of gastropod shells by the hermit crab *Pagurus comptus* in three intertidal populations in the coast of Central Chile. Shells of five common gastropod species were used: *Tegula atra*, *Tegula tridentata*, *Nucella calcar*, *Crassilabrum crassilabrum* and *Prisogaster niger*. Factors that influence the type and size of shell occupancy by *P. comptus* are: 1.- the geographical locality, 2.- the sex, and 3.- body size of the hermit crab.

Key words: Hermit crab, Shell occupation, Resource, sexual differences.

⁽¹⁾ Estación Costera de Investigaciones Marinas, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. Casilla 114-11, Santiago, Chile

⁽²⁾ Departamento de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Regional Talcahuano, Casilla 127, Talcahuano, Chile.

INTRODUCCION

Las conchas vacías de gastrópodos marinos constituyen un microhábitat utilizado por organismos tan diversos como briozoos, poliquetos, actinias, cangrejos ermitaños y algas (Conover 1976, McLean 1983). Entre éstos, los cangrejos ermitaños ("paguros") son los únicos que se pueden desplazar con sus conchas, encontrando en ellas protección contra la depredación, desecación y

stress ambiental (Vance 1972, Bertness 1982).

Investigaciones hechas en el hemisferio Norte indican que el tipo y el tamaño de la concha influyen el crecimiento y reproducción de los "paguros" (Childress 1972, Hazlett 1981, Lancaster 1988, Wilber 1989). Diversos autores han descrito que las poblaciones de cangrejos ermitaños están estructuradas de acuerdo a la diversidad

y cantidad de conchas vacías disponibles en el ambiente, ya que rara vez atacan gastrópodos vivos para obtener sus conchas (Mitchell 1976, Scully 1979, 1983). Sin embargo, la frecuencia relativa de los tipos de conchas ocupadas por los cangrejos ermitaños no necesariamente refleja las abundancias locales de gastrópodos o de sus conchas vacías, puesto que los "paguros" poseen una conducta de selección de conchas (Wilber 1990, Liszka & Underwood 1990).

Las investigaciones sobre cangrejos ermitaños realizadas en el Pacífico Sudamericano y en particular en Chile son escasas, y de índole taxonómico (Haig 1974a, 1974b, 1974c), a pesar de la alta riqueza específica de "paguros" en la región (Retamal 1981, Braattström & Johanssen 1983). En el mundo existen más de 700 especies de "paguros" agrupadas en las familias Paguridae, Diogenidae y Coenobitidae (Reese 1969). En Chile hay al menos 14 especies que incluyen representantes de todas las familias (Retamal 1981). *Pagurus comptus* se distribuye batimétricamente tanto en la zona intermareal rocosa como en la submareal, hasta 360 m de profundidad. Geográficamente su distribución abarca desde Valparaíso por el Océano Pacífico, hasta las islas Malvinas y Montevideo por el Océano Atlántico (Retamal 1981). *P. comptus* se caracteriza por usar conchas vacías de *Tegula atra* Lesson, 1830, *Tegula tridentata* Potiez & Michaud, 1838, *Prisogaster niger* Wood, 1828 y *Crassilabrum crassilabrum* Sowerby, 1834 (Retamal 1973, Castilla 1976). Sin embargo, no existe información acerca de los patrones cuantitativos de ocupación de conchas para esta especie de "paguro".

En este trabajo sometemos a prueba la hipótesis nula general que postula que la frecuencia de ocupación de conchas por *P. comptus* es homogénea, no existiendo diferencias por tipo de concha, localidad geográfica, sexo o estado ontogenético del "paguro".

MATERIALES Y METODOS

Este trabajo se realizó en tres localidades de la costa centro-sur de Chile. Las dos primeras están ubicadas en el sector oriente de la Bahía Concepción: playa Bellavista (36°38'S; 72°57'W) y playa Cocholgüe (36°36'S; 72°58'W). La tercera se ubica al norte de las anteriores, en la playa Las Cruces (30°30'S; 71°30'W).

Para describir y comparar la abundancia relativa de las especies de gastrópodos entre localidades geográficas se realizó un muestreo puntual en el intermareal rocoso de cada una de ellas. Este muestreo se realizó para tener una estimación indirecta de la oferta de conchas y consistió en la recolección de los caracoles que se encontraron dentro de diez cuadratas de 30 x 30 cm ubicadas en lugares elegidos al azar dentro de pozas y canales (Fotheringham 1976). Otra manera de evaluar la oferta de conchas para los "paguros" consistió en cuantificar las que están vacías. Para esto, en cada localidad se recolectó las conchas de gastrópodos desde los conchales existentes en la zona alta del intermareal. Se realizó un transecto paralelo a la línea de costa a lo largo del cual se eligió al azar 10 lugares donde se instalaron cuadratas de 30 x 30 cm de donde se recolectaron todas las conchas de gastrópodos presentes para ser identificadas y contadas. No se

encontró conchas vacías en la vecindad inmediata de los "paguros".

Todas las conchas de gastrópodos obtenidos, fueran éstas ocupadas por "paguros", por caracoles vivos, o vacías, fueron determinadas taxonómicamente según Castilla (1976) y Alamo & Valdivieso (1987). En cada una de ellas se midió el largo total, largo y ancho de la apertura de la concha con un vernier de 0,1 mm de precisión.

Para comparar la abundancia de *P. comptus* en las tres localidades, se recolectó todos los "paguros" encontrados en los primeros quince minutos de búsqueda en cada una de 10 cuadratas ubicadas a lo largo del mismo transecto empleado para la evaluación de la abundancia de las especies del ensamble comunitario de gastrópodos.

Los cangrejos recolectados fueron extraídos de las conchas destruyéndolas mecánicamente con pinzas de acero. A cada "paguro" se le midió el largo del cafalotórax y el largo y ancho del rostro, utilizando un vernier de 0.1 mm de precisión. Posteriormente se determinó el sexo a cada "paguro" (machos, hembras y hembras ovígeras), según los criterios de Lancaster (1988). Estas mediciones fueron realizadas para caracterizar las relaciones morfométricas de los "paguros" y las conchas, por localidad y sexo.

El uso de conchas por los "paguros" fue evaluado en cada localidad a través de: (a) la frecuencia de uso de cada tipo de concha, (b) mediante las relaciones morfométricas de los "paguros" y las conchas, (c) a través de la distinción del

sexo de los "paguros", y (d) la presencia o ausencia de signos de destrucción mecánica en las conchas. Para obtener una medida indirecta de preferencia en terreno a través de las conchas ocupadas por los "paguros", éstas fueron clasificadas en dos categorías (dañadas y no dañadas), de acuerdo a si poseían algún tipo de destrucción.

ANÁLISIS DE DATOS

Para determinar si la composición del ensamble de gastrópodos era semejante entre localidades de muestreo, se comparó las frecuencias relativas de cada especie de gastrópodo a través de tablas de contingencia de dos vías. Un análisis similar se realizó para la comparación entre localidades de las frecuencias relativas de tipos de conchas vacías (Zar 1984).

El largo de los distintos tipos de conchas ocupadas por los "paguros" fue comparado entre localidades a través de un análisis de la varianza de dos vías con el tipo de concha y la localidad como variables independientes. Un análisis similar se realizó para el tamaño corporal del "paguro" con la localidad de muestreo y el sexo del "paguro" como variables independientes (Sokal & Rohlf 1981). En ambos análisis se utilizó una submuestra de 442 datos en la que no se incluyó los datos de *C. crassilabrum*, debido a su bajo número.

La abundancia relativa de "paguros", expresada como número de individuos encontrados por cada 15 minutos de búsqueda ($n = 10$ cuadratas por transecto), fue comparada entre las localidades mediante una prueba de

Kruskal-Wallis, y una prueba "a posteriori" de Tukey para comparaciones múltiples (Zar 1984).

Las frecuencias de uso de las conchas por los "paguros" y la oferta ambiental, medida a través de las conchas vacías y caracoles vivos presentes en cada localidad, fueron comparadas mediante análisis de tablas de contingencia de dos y tres vías, utilizando como discriminantes los estadísticos Chi-cuadrado y "G" (Fienberg 1970, Zar 1984). Un análisis semejante al anterior se utilizó para evaluar la existencia de patrones estadísticos en la ocupación de conchas según el sexo del cangrejo, la localidad de muestreo, y el grado de destrucción de la concha. En los dos últimos análisis se excluyó los datos de *C. crassilabrum* por su bajo número.

El grado de asociación entre la morfometría del cangrejo ermitaño y la de la concha que ocupa se caracterizó mediante un análisis de correlación de Pearson que consideró las tres variables de la concha y las tres del "paguro" (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

a. CARACTERISTICAS DEL RECURSO Y DE LOS CONSUMIDORES

La composición del ensamble de gastrópodos era significativamente diferente entre localidades ($X^2 = 946.4$, g.l. = 8 $P < 0.001$). En Bellavista había un predominio de *P. niger*, en tanto que en

Cocholgué y Las Cruces había un predominio de *T. tridentata*. A pesar de estas diferencias, una similitud entre localidades era la baja representación de *C. crassilabrum* (Tabla 1).

La composición de tipos de conchas vacías también variaba significativamente entre localidades ($X^2 = 134.8$, g.l. = 8 $P < 0.001$). En Bellavista había un predominio de *T. atra*, mientras que en Cocholgué y las Las Cruces había un predominio de *T. tridentata* (tabla 1).

La abundancia de *P. comptus* era significativamente distinta en las localidades estudiadas (prueba de Kruskal-Wallis $H = 8.0$, g.l. = 2, $P = 0.01$). El número promedio de "paguros" encontrados en Cocholgué (159.3, d.e. = 15.2) era mayor que en Bellavista (57.7, d.e. = 20.3 (Prueba de Tukey: $Q = 38$, $k = 4$, $P < 0.01$) y Las Cruces (82.5, d.e. = 20.4) ($Q = 2.77$, $k = 4$, $P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de "paguros" de Bellavista y Las Cruces ($Q = 1.11$, $k = 4$, $0.6 > P > 0.5$).

El tamaño corporal promedio de los "paguros" era significativamente distinto entre localidades, y entre estadios sexuales, tanto para una misma localidad como entre localidades (Tabla 2). Además, el tamaño promedio de las conchas ocupadas por los "paguros" era significativamente diferente tanto entre tipos de conchas dentro de una localidad, como para un mismo tipo de concha entre localidades (Tabla 3).

Tabla 1: Frecuencia del tipo de concha ocupada por *Pagurus comptus* (O), de los caracoles vivos (V) y conchas vacías (M) según localidad de muestreo. Los valores corresponden a muestreos realizados a través de 10 cuadratas de 30 x 30 cm ubicadas en lugares elegidos al azar en pozas intermareales (para muestreo O y V) y en los conchales de la zona alta del intermareal (muestreo M). Los símbolos indican las especies: Ta=*Tegula atra*, Tt=*Tegula tridentata*, Pn=*Prisogaster niger*, Nc=*Nucella calcar* y Cc=*Crassilabrum crassilabrum*. Los valores de probabilidad (P) corresponden a: **=0,001. ns=No significativo, gl=grados de libertad.

ESPECIE	LOCALIDAD									X ²	gl	P
	Bellavista			Cocholgüe			Las Cruces					
	O	V	M	O	V	M	O	V	M			
Ta	151	209	220	100	91	160	80	7	192	122,5	4	**
Tt	57	42	68	138	218	40	184	271	28	221,5	4	**
Pn	122	530	28	37	7	159	24	31	99	249,4	4	**
Nc	16	52	28	9	6	7	46	8	21	21,4	4	**
Cc	1	16	14	6	5	6	13	27	17	6,8	4	ns
X ²	132,3			487,3			309,2					
gl	8			8			8					
P	**			**			**					

Tabla 2: Largo promedio del cefalotórax de *P. comptus* (mm), según estadios sexuales, en tres localidades de Chile centro-Sur. En el sector inferior se resume el análisis de la varianza del largo del cefalotórax según el sexo y la localidad. La simbología utilizada fue: H.ovíg=Hembra ovígera, n=Número de individuos medidos, D.E.=Desviación estándar, SC=suma de cuadrados, CM=Cuadrados medios, gl=grados de libertad, P=Valor de probabilidad.

LOCALIDAD	SEXO	Largo de Cefalotórax			
		n	Promedio	D.E.	
Bellavista	Macho	109	8,4	2,3	
	Hembra	30	8,6	3,0	
	H. ovíg	26	7,8	1,4	
Cocholgüe	Macho	59	10,0	2,2	
	Hembra	3	8,0	2,0	
	H. ovíg	81	7,9	0,9	
Las Cruces	Macho	61	7,8	2,3	
	Hembra	47	9,2	3,1	
	H. ovíg	26	6,8	1,6	
Efecto	gl	SC	CM	F	P
Local	2	31,5	15,7	3,2	0,0421
Sexo	2	197,1	98,5	19,9	0,0001
Local * Sexo	4	71,9	17,9	3,6	0,0063

Tabla 3: Largo promedio (mm) de los distintos tipos de conchas ocupadas por *P. comptus* en tres localidades de Chile centro-Sur. En el sector inferior se resume el análisis de la varianza del largo total de la concha según la especie de caracol y la localidad. La simbología utilizada fue la misma que en las Tablas 1 y 2.

LARGO TOTAL					
LOCALIDAD	CONCHA	n	Promedio	D.E	
Bellavista	Ta	49	22,4	5,9	
	Tt	50	17,1	1,1	
	Pn	50	17,4	2,9	
	Nc	16	29,9	4,7	
Cochohgüe	Ta	50	23,5	4,1	
	Tt	49	16,8	1,1	
	Pn	38	19,4	1,7	
	Nc	6	28,6	3,2	
Las Cruces	Ta	40	27,1	8,2	
	Tt	46	14,8	0,9	
	Pn	12	16,9	2,1	
	Nc	23	23,7	6,1	
Efecto	gl	SC	CM	F	P
Especies	3	6637,7	2212,5	130,3	0,0001
Local	2	33,6	16,8	1,0	0,3689
Local * Especie	6	1104,3	184,0	10,8	0,0001

b. OCUPACION DE CONCHAS POR *P. comptus*.

En cada una de las tres localidades se encontró que las frecuencias relativas de uso de los tipos de concha son significativamente diferentes de las frecuencias relativas de conchas vacías y también de la composición del ensamble de gastrópodos (Tabla 1). Se encontró cinco tipos de concha que en el conjunto de las localidades eran usadas por los "paguros". Estas fueron *T. atra*, *T. tridentata*, *P. niger*, *N. calcar* y *C. Crassilabrum*. Las conchas más usadas, en general fueron *T. atra* y *T. tridentata*, en tanto que *C. crassilabrum* era la menos frecuentemente ocupada (Fig. 1). Existían

diferencias significativas entre localidades en las frecuencias relativas de uso de los tipos de conchas por *P. comptus* ($\chi^2 = 202.1$, g.l. = 8, $P < 0.001$) (Fig. 1). Cabe agregar que la ocupación de conchas de *Nucella calcar* no aparecía registrada en la literatura.

Las variables morfométricas de los cangrejos ermitaños y las de las conchas que ocupaban se encontraban positivamente correlacionadas (Tabla 4, Fig. 2). Sin embargo, había una alta variabilidad en los coeficientes de correlación ("r" de Pearson) entre las distintas parejas de variables morfométricas, o bien para un par dado de variables en las diferentes conchas de

gastrópodos ocupadas. La relación entre el largo del cefalotórax del "paguro" y largo total de la concha ocupada presentaba los más altos coeficientes de correlación para cuatro de las cinco especies de caracoles, excepto para *C. crassilabrum*. Además, *T. atra* presentaba los valores más altos de correlación, en tanto que *C. crassilabrum* mostraba inclusive valores de correlación no significativos (Tabla 4).

El espectro de tamaño de las conchas ocupadas por los "paguros" fluctuó entre 10 y 44 mm de longitud total. En las tres localidades se observó que algunos tipos de conchas eran usadas en todo este espectro, como es el caso de *Tegula atra*. Otras, como las de *T. tridentata* y *P. niger*, eran utilizadas en rangos más restringidos de tamaño (sólo hasta 25 mm de largo total) (Fig. 2.).

Tabla 4: Coeficiente de correlación de Pearson para las variables morfométricas del cangrejo ermitaño *P. comptus* y las de las conchas que ocupan. LT=largo total, AA=ancho de la apertura, LA=largo de la apertura. Los nombres de las conchas corresponden a las abreviaciones usadas en las Tablas anteriores. Se ha combinado los datos de las tres localidades (n=620). Se indican los valores de probabilidad para cada coeficiente: **P<0,001, *P<0,01 y ns=no significativo.

		VARIABLE DE LA CONCHA			
VARIABLE	Concha	LT	AA	LA	
CANGREJO	Ta	0,82 **	0,80 **	0,75 **	
	Tt	0,72 **	0,50 **	0,05 ns	
	Pn	0,76 **	0,76 **	0,67 **	
	Nc	0,71 **	0,54 **	0,49 *	
	Cc	0,55 **	0,36 *	0,32 ns	
Largo Cefalotórax	Ta	0,79 **	0,81 **	0,73 **	
	Tt	0,70 **	0,64 **	0,20 ns	
	Pn	0,72 **	0,59 **	0,63 **	
	Nc	0,64 **	0,43 ns	0,47 *	
	Cc	0,37 ns	0,25 ns	0,21 ns	
Largo Rostro	Ta	0,77 **	0,71 **	0,69 **	
	Tt	0,77 **	0,73 **	0,64 **	
	Pn	0,69 **	0,64 **	0,62 **	
	Nc	0,64 **	0,37 ns	0,44 ns	
	Cc	0,20 ns	0,18 ns	0,23 ns	
Ancho Rostro	Ta	0,77 **	0,71 **	0,69 **	
	Tt	0,77 **	0,73 **	0,64 **	
	Pn	0,69 **	0,64 **	0,62 **	
	Nc	0,64 **	0,37 ns	0,44 ns	
	Cc	0,20 ns	0,18 ns	0,23 ns	

Existía ocupación diferencial de tipos de conchas de acuerdo al sexo de *P. comptus*. Esta relación era estadísticamente significativa tanto por

especie (a excepción de *N. calcar*), como por localidad (Tabla 5). Destaca la alta frecuencia de ocupación de conchas de *T. atra* por los machos en Bellavista, y la de

T. tridentata por las hembras ovígeras en Cocholgüe. Por lo expuesto, se observó una alta asociación entre el tipo de concha ocupada, el estado sexual del ocupante y la localidad de muestreo

(Prueba de G = 723.3, g.l. = 16, $P < 0,001$). Así, el uso de un tipo de concha era dependiente del sexo y de la localidad en la cual se encontraba el "paguro".

Tabla 5: Frecuencias absolutas de los tipos de conchas ocupadas de acuerdo al sexo de *Pagurus comptus* (M=machos, H=hembras y ov=hembras ovígeras) por localidad. El valor de probabilidad corresponde a los resultados de análisis de Tablas de contingencia de dos vías: **= $P < 0,001$, * $< 0,01$, ns=No significativo.

ESPECIE	LOCALIDAD									χ^2	gl	P
	Bellavista			Cocholgüe			Las Cruces					
	M	H	ov	M	H	ov	M	H	ov			
Ta	96	28	27	53	12	35	34	38	8	45,6	4	**
Tt	39	6	12	24	8	106	72	36	76	73,7	4	**
Pn	77	32	13	19	1	17	10	13	1	40,9	4	**
Nc	12	1	3	5	2	2	24	14	84,1	4,1	4	ns
χ^2	10,7			52,2			48,6					
gl	6			6			6					
P	*			**			**					

Al analizar el uso de conchas dañadas como una medida indirecta de preferencia, se observó que los cangrejos ermitaños ocupaban en mayor cantidad conchas dañadas de *T. atra* que de los otros tipos (Tabla 6). El análisis de tabla de contingencia de tres vías indicó que no existía una interdependencia significativa entre la localidad de muestreo, la presencia de daño y el tipo de concha ($G = 8,9$, g.l. = 6, $0,50 > P > 0,25$). Sin embargo, las independencias condicionales para las variables daño de la concha ($G = 192,1$, g.l. = 9, $P < 0,001$) y tipo de concha usada ($G = 206,3$, g.l. = 12, $P < 0,001$) sí eran significativas, lo que indica que sólo el daño de la concha y tipo de concha son variables relevantes para dar cuenta de las variaciones en la frecuencia de ocupación de conchas por *P. comptus*.

DISCUSION

P. comptus hace ocupación diferencial de los tipos de conchas según la localidad geográfica (Tabla 1), la talla corporal (Fig. 2) y el sexo del "paguro" (Tabla 5). Por esto, nuestra hipótesis nula general es rechazada, ya que existe alta heterogeneidad en los patrones de ocupación de conchas.

Es posible que la acumulación de conchas vacías entre las distintas especies de caracoles y entre las localidades como consecuencia de procesos de liberación diferencial de recursos. Los procesos a través de los cuales se produce la liberación del recurso concha hasta el momento son desconocidos para el intermareal de las distintas localidades estudiadas (Tabla 1). Sin embargo, es

Tabla 6: Frecuencias absolutas de los tipos de conchas usadas por *Pagurus comptus* según el grado de daño y la localidad de muestreo. ND=concha "no dañada", D=concha "dañada". Los valores de probabilidad (P) corresponden a resultados de análisis de tablas de contingencia de dos vías : ** $P < 0,001$, *= $P < 0,01$ y ns=No significativo

ESPECIE	LOCALIDAD						X ²	gl	P
	Bellavista		Cocholgue		Las Cruces				
	ND	D	ND	D	ND	D			
Ta	68	83	46	54	38	42	0,2	2	ns
Tt	49	8	115	23	175	9	12,4	2	*
Pn	106	16	32	5	22	2	0,4	2	ns
Nc	13	3	7	2	34	12	0,4	2	ns
X ²	66,5		44,5		83,8				
gl	3		3		3				
P	**		**		**				

posible que la depredación juegue un papel relevante ya que se ha descrito, por ejemplo, depredación de gastrópodos por asteroídeos (Castilla 1981, Paine et al. 1985). De éste modo se podría explicar que la abundancia relativa de caracoles vivos y de conchas vacías de las diferentes especies de gastrópodos presentes en los conchales sea distinta de la frecuencia de ocupación por los cangrejos ermitaños (Tabla 1). Por ésto, resulta poco acertado el uso de la metodología descrita por Fotheringham (1976) para cuantificar la oferta ambiental de conchas para los cangrejos ermitaños a través de las frecuencias de caracoles vivos.

La abundancia relativa de conchas en un área alcanzaría un equilibrio dinámico como resultado del balance de factores que incrementan y disminuyen el número de conchas disponibles para los "paguros" (Scully 1983). Las conchas

nuevas se originan a través de la mortalidad de los gastrópodos (Scully 1979), y por la inmigración de cangrejos ermitaños. En tanto, éstas se pueden perder al ser transportadas por las corrientes (Vance, 1972a) enterramiento (Kellog 1976), emigración de "paguros" y destrucción o erosión. Este último factor se diferencia del resto debido a que hace imposible la reutilización de la concha. De tal modo que este equilibrio fluctuaría alrededor de una distribución promedio en la cantidad y calidad de conchas por localidad. Sin embargo, aún está abierta la discusión para calificar hasta qué punto la frecuencia de conchas disponibles puede dar cuenta de las variaciones intrapoblacionales en la conducta de utilización de conchas. Además, no se debe olvidar que la distribución batimétrica de ésta especie incluye el ambiente submareal, segmento que no fue abordado en este trabajo.

Rara vez todos los individuos de una

población de "paguros" ocupan sólo una especie de concha, como el caso de *Calcinus seuriti* en conchas de *Nerita picea* en Hawaii (Reese 1969). En las poblaciones estudiadas, *P. comptus* ocupa una amplia gama de tipos y tamaños de conchas (Fig. 1 y 2, Tablas 1 y 3). El cambio en los tipos de conchas ocupadas a lo largo del desarrollo ontogenético de los cangrejos ermitaños (Fig. 2), ha sido registrado anteriormente en la literatura. Se indica que la diversidad de conchas ocupadas está determinada por los patrones de ocupación de los cangrejos de diferente tamaño corporal (Abrams 1981, Scully 1983). Conover (1976), postula que esta diferenciación se realiza como una forma de evitar la competencia intraespecífica. Para el caso de la presente investigación, los juveniles de *P. comptus* son encontrados en conchas de *T. tridentata* y *P. niger* ya que estas conchas son demasiado pequeñas para ser ocupadas por individuos adultos. Los cangrejos adultos en cambio, sólo se encuentran en conchas de *T. atra* y *T. calcar*, que alcanzan un mayor tamaño (Fig. 2).

Las conchas son seleccionadas por los cangrejos ermitaños usando una serie de conductas que involucran la rotación de la concha, y exploración de la apertura y cavidad interna con los apéndices pedales y quelípedos (Reese 1963, Scully 1983). La conducta exploratoria sugiere que la masa, el ancho de la apertura y el volumen interno de la concha son importantes para la elección de la concha (Mitchell 1976). Esta y otras variables han sido evaluadas por análisis de regresión en varios estudios que han utilizado diferentes especies de "paguros" (revisión en Hazlett 1981). En este trabajo se

corroborar la importancia del tamaño de la concha en la conducta de elección de los "paguros". Sin embargo aún debe dilucidarse la medida en la cual esta selección responde a condiciones de limitación en la disponibilidad de recursos, o bien a preferencias dependientes del estado fisiológico o sexo del "paguro". Aunque la utilización de conchas dañadas de *T. atra* sugiere que *P. comptus* posee una preferencia por ellas (Tabla 6), es posible que al estar dañadas este tipo de concha no pierda las características que son evaluadas por lo "paguros" como adecuadas para su ocupación.

Existen variaciones de la conducta de individuos o grupos de individuos de *Pagurus comptus* en la utilización del recurso (Tabla 5). Por ésto, es necesario reconocer que las conchas son un recurso que no es uniforme, ya que presenta diferencias en tamaño, morfología (especies) y calidad (presencia de daño o simbiontes) (Conover 1976). En forma similar, los cangrejos ermitaños tampoco hacen uso del recurso en forma uniforme, pues el patrón conductual varía notablemente de acuerdo al tamaño corporal (Fig. 2) y al sexo (Tabla 5). En consecuencia, cuando la población de consumidores está compuesta de diferentes segmentos con distintos requerimientos, y el recurso a su vez se puede dividir en un número de diversar categorías, se hace necesario examinar cada segmento de la población en forma separada (Scully 1983).

En suma, una explicación de la ocupación de los diferentes tipos de conchas por *P. comptus* debe pasar por un completo análisis experimental de los

patrones de preferencia, utilizando conchas de todas las especies en diferentes densidades relativas para las distintas tallas de cangrejos ermitaños. Además, el diseño usado debe basarse en conceptos estadísticamente sólidos para

el análisis de preferencias (Liszka & Underwood 1990). Sólo así se podrá clarificar el rol de las preferencias de los cangrejos ermitaños en la ocupación y utilización del recurso concha.

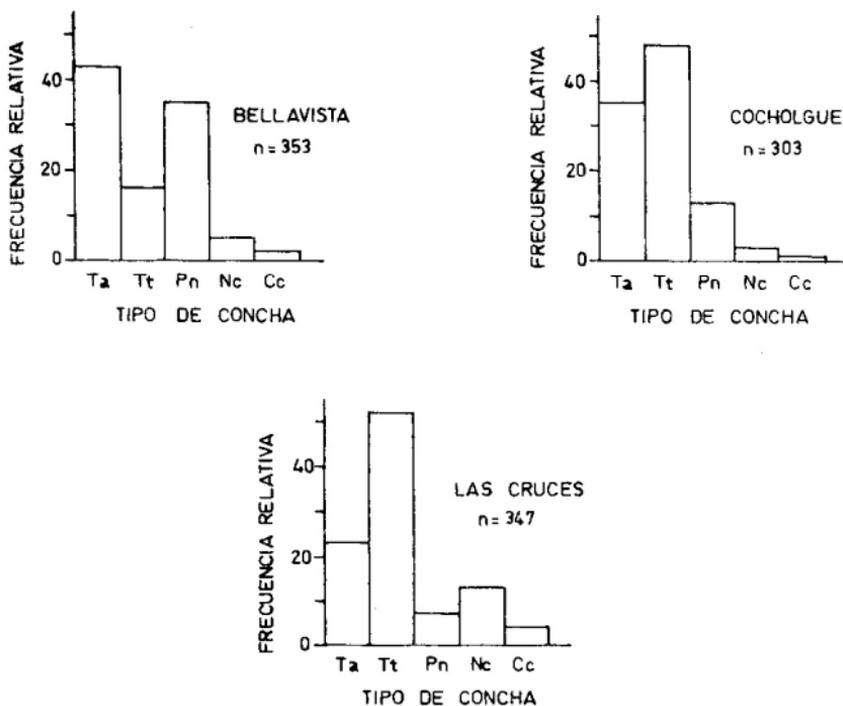


Fig. 1: Frecuencias relativas (%) de los tipos de conchas ocupadas por el cangrejo ermitaño *P. comptus* en tres localidades de Chile Centro-sur. Los tipos de concha corresponden a: Ta= *Tegula atra*, Tt= *Tegula tridentata*, Pn= *Prisogaster niger*, Nc= *Nucella calcar*, Cc= *Crassilabrum crassilabrum*.

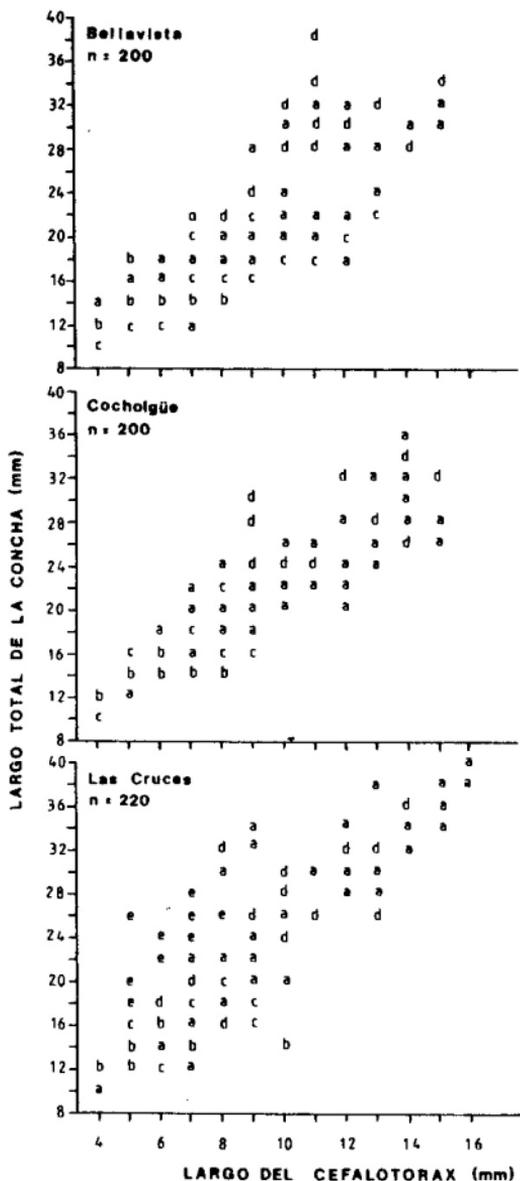


Fig. 2: Relación entre el largo del cefalotórax (mm) y el largo total de la concha ocupada (mm) por *P. comptus* en tres localidades de la zona centro-sur de Chile. Los tipos de conchas corresponden a: a= *Tegula atra*, b=*Tegula tridentata*, c=*Prisogaster niger*, d=*Nucella calcar* y e=*Crassilabrum crassilabrum*.

AGRADECIMIENTOS

Lo autores desean expresar sus agradecimientos a Carmen Espoz por la ayuda en terreno y la revisión crítica del manuscrito. Un agradecimiento especial a todos los amigos de las Cruces tanto a los de ECIM como a los 2-3, por su constante aliento y camaradería. Se agradece J.C. Castilla y a dos revisores anónimos las sugerencias para mejorar el manuscrito. El primer autor agradece la beca de ayudantía DIUC, otorgada a través del Dr. J.C. Castilla.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P.A. 1981. Shell fighting and competition between two hermit crab species in Panama. *Oecologia* 51: 84-94.
- Alamo, V. & V. Valdivieso. 1987. Lista sistemática de moluscos marinos del Perú. Boletín del Instituto del Mar Perú-Callao 205 p.
- 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* 64:159-187.
- Braattström, H. & A. Johansen. 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia* 68:289-339.
- Castilla, J.C. 1976. Guía para la observación del litoral. 120 p. Ed. Gabriela Mistral, Santiago.
- Castilla, J.C. 1981. Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile Central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* 2:199-212.
- Childress, J.R. 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology* 53:960-964.
- Conover, M.R. 1976. The influence of some symbionts on the shell selection behaviour of the hermit crabs. *Animal Behaviour* 24:191-194.
- Fienberg, S. 1970. The analysis of multidimensional contingency tables. *Ecology* 51: 419-433.
- Fotheringham, N. 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology* 57: 570-578.
- Haig, J. 1974a. *Calcinus pascuensis*, a new hermit crab from Eastern Island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Crustaceana* 27(1):27-30.
- Haig, J. 1974b. Observations on the Lithodid crabs of Perú, with description of two new species. *Bulletin of the California Academy of Science* 73(3):152-164.
- Haig, J. 1974c. Two new species of *Pagurus* from deep water off Perú and Chile (Decapoda, Anomura, Paguridae). *Crustaceana* 27(2):119-130.
- Hazlett, B.A. 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 1-22.
- Kellog, C.W. 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 22: 101-111.

- Lancaster, I. 1988. *Pagurus bernhardus* (L.)- An introduction to the natural history of hermit crabs. *Field Studies* 7: 189- 238.
- Liszka, D. & A.J. Underwood. 1990. An experimental design to determine preferences for gastropod shells by a hermit crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 137:47-62.
- McLean, R. 1983. Gastropod shells: a dynamic resource that helps shape benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 69: 151-174.
- Mitchell, K.A. 1976. Shell selection in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology* 35:335-345.
- Paine, R.T., J.C. Castilla & J.M. Cancino. 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish dominated assemblages in Chile, New Zealand, and Washington state. *The American Naturalist* 125(5):679-691.
- Reese, E.S. 1963. The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. *Behaviour* 21: 78-126.
- Reese, E.S. 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Zoologist* 9: 343-355.
- Retamal, M.A. 1973. Análisis cuali y cuantitativo de los Decápodos de los fondos sublitorales blandos de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana, Zoología* 23: 1-50
- Retamal, M.A. 1981. Catálogo ilustrado de los Crustáceos Decápodos de Chile. *Gayana, Zoología* 44: 1-110.
- Scully, E.P. 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37: 139-152.
- Scully, E.P. 1983. The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 71: 221-236.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 859 p. Second edition. Freeman Press, San Francisco.
- Vance, R.R. 1972a. Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53(6): 1062-1074.
- Vance, R.R. 1972b. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology* 53(6): 1075- 1083.
- Wilber, T.P. 1989. Associations between gastropod shell characteristics and egg production in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Oecologia* 81: 6-15.
- Wilber, T.P. 1990. Influence of size, species and damage on shell selection by the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Marine Biology* 104: 31-39.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*.. 718 p. Prentice-Hall, New Jersey.