

ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL CANGREJO COMENSAL *Allopetrolisthes spinifrons* (H. MILNE EDWARDS, 1837) (DECAPODA: PORCELLANIDAE) SOBRE SU HOSPEDADOR HABITUAL *Phymactis clematis* (ACTINIARIA) Y EN DOS NUEVOS HOSPEDADORES.

JUAN A. BAEZA¹ & WOLFGANG B. STOTZ¹.

ABSTRACT: Baeza, J. A. & W. B. Stotz. 1995. Population structure of the commensal crab *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Porcellanidae) on its usual host *Phymactis clematis* (Actiniaria) and two new hosts. Revista de Biología Marina, Valparaíso 30 (2): 255-264.

According to the literature, from the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons* only the juveniles are commensals of sea stars and anemones. No free-living adults had been reported before. In order to revise this situation, a total of 500 host individuals were sampled between August and October 1994 in the intertidal zone of the Coquimbo Peninsula (200 individuals each of the sea-anemones *Phymactis clematis* and *Phymanthea pluvia*, and 100 of the sea star *Heliaster helianthus*). While the first species had been reported before as a host for *Allopetrolisthes spinifrons*, the latter two are identified as host for the first time in this paper.

All crabs living on each individual host were collected, counted, measured (carapace length) and sexed. Females carrying eggs were recorded and colour and size of each individual host was registered.

Results show that also the adults of *Allopetrolisthes spinifrons* are commensals, but only on sea-anemones. 45,1% of all the individuals found on *Phymactis clematis* and 64,3% on *Phymanthea pluvia* were adults. 83,3% of females carried eggs. On the sea star *Heliaster helianthus* only juveniles, measuring not over 3,9 mm carapace length, were found. The high adult/juvenile ratio of commensals suggests that the relation of the crab to its hosts is obligatory.

Key words: commensals, porcellanids, host-use, sea-anemone, Chile, *Allopetrolisthes*, Asteroidea.

RESUMEN: Baeza, J. A. & W. B. Stotz. 1995. Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* (Actiniaria) y en dos nuevos hospedadores. Revista de Biología Marina, Valparaíso 30 (2): 255-264.

Según la literatura, sólo los juveniles del cangrejo porcelánico *Allopetrolisthes spinifrons* son comensales de asteroideos y anémonas. Nunca habían sido descritos ni observados cangrejos adultos de vida libre. Con el objeto de clarificar esta situación, se analizó un total de 500 individuos hospedadores capturados entre agosto y octubre de 1994 en la zona intermareal de la Península de Coquimbo (200 especímenes de cada una de las anémonas *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia*, y 100 especímenes del sol de mar *Heliaster helianthus*). Mientras que la primera anémona ha sido citada previamente como hospedador de *Allopetrolisthes spinifrons*, las dos últimas especies son identificadas por primera vez como hospedadores del porcelánico en el presente estudio.

1) Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Departamento de Biología Marina, Casilla 117, Coquimbo

Todos los cangrejos recolectados sobre cada uno de los hospedadores analizados fueron contados, medidos (longitud del caparazón) y sexados, llevando registro de las hembras ovíferas así como del tamaño y color de cada hospedador.

Los resultados demuestran que los adultos de *Allopetrolisthes spinifrons* también son comensales. Sin embargo, sólo habitan sobre las anémonas *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia*, donde representan el 45,1% y 64,3%, respectivamente, de todos los individuos encontrados sobre estas dos especies. El 83,3% de las hembras eran ovíferas. En *Heliaster helianthus* sólo se observaron juveniles, con un tamaño de caparazón no superior a 3,9 mm. La alta proporción de adultos comensales en relación a los juveniles comensales sugiere que la relación del cangrejo con sus hospedadores es obligada.

Palabras claves: Comensal, Porcellanidae, hospedadores, anémonas, Chile *Allopetrolisthes*, Asteroideos.

INTRODUCCION

Los crustáceos porcelánidos constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes entre los decápodos marinos. Presentes en aguas tropicales y templadas, han colonizado una variedad de habitats que van desde zonas estuarinas y salobres, incluyendo manglares pantanosos, hasta zonas más estenohalinas como el intermareal y submareal somero, habitando entre rocas, algas y corales (Haig 1960, Viviani 1969, Gore & Abele 1976). Aunque la mayoría de las especies del grupo son de vida libre, muchas han adoptado un hábito de vida comensal, característico de un sinnúmero de otros decápodos (Ross 1983). Sus principales asociados son organismos de otros *phyla*, generalmente de vida sésil, hemisésil o vágil. Entre ellos se cuentan esponjas, corales, anémonas, poliquetos tubícolas, algunos gastrópodos y las cuatro clases de equinodermos (Haig 1960, Gore & Abele 1976, Werding 1983).

Contrariamente a otros grupos de decápodos comensales, los porcelánidos no presentan asociaciones especie-específicas. Generalmente poseen más de un hospedador e incluso algunas especies llegan a presentar una variada gama de hospedadores, con poca o ninguna relación taxonómica y también con

un amplio espectro de formas. El caso extremo lo presenta *Porcellana sayana* (Leach, 1820) un porcelánido de aguas tropicales que ha sido descrito al menos sobre 13 diferentes hospedadores. Entre ellos, holoturoideos, diversos paguros (*Dardanus* spp., *Paguristes* spp.), braquiuros májidos y el gastrópodo *Strombus gigas* (Linnaeus) (Werding 1983).

Generalmente los porcelánidos comensales ocupan sus hospedadores durante las etapas adulta y juvenil. Es el caso de *Polynonyx gibbesi* (Haig, 1956), comensal dentro de los tubos del poliqueto sedentario *Chaetopterus variopedatus* (Renier, 1804) en el Atlántico oeste y de *Clastocheuchus vanderhorsti* (Schmitt, 1924), comensal bajo el erizo *Echinometra lucunter* (L.) en el Caribe. Ambas especies viven como parejas adultas heterosexuales junto a uno o varios juveniles (Gray 1961, Rickner 1975, Werding 1983). Esta tendencia es frecuentemente observada en otros decápodos comensales, entre ellos camarones alfeidos y pontoniidos en aguas tropicales y braquiuros xántidos y pinotéridos, estos últimos también en zonas templadas (Ross 1983). Otros decápodos comensales han adoptado un hábito de vida solitario sobre sus respectivos hospedadores (Herrnkind *et al.* 1976, Diesel 1988), pudiendo desarrollar todo su ciclo de vida sobre

ellos, estableciéndose la asociación incluso desde la etapa larval competente del decáopodo simbiote (Castro 1978, Weber 1991).

Sólo tres de las 17 especies de porcelánidos presentes en Chile han sido descritas como comensales. Dos de ellas pertenecientes al género *Liopetrolisthes*, asociados a equinoideos y asteroideos (Haig 1960, Weber 1991). No obstante, el más conocido, probablemente por su belleza y coloración, es *Allopetrolisthes spinifrons*, comensal sobre anthozoos y asteroideos. Este porcelánido habita el área comprendida entre San Lorenzo (Perú) y Mehuín (Valdivia, Chile) (Viviani 1969). Su ecología y biología básica aún es desconocida. Los antecedentes sobre esta especie, principalmente respecto del hábito de vida que presentan los adultos, son contradictorios. Inicialmente la especie fue descrita como de hábitos crípticos para el intermareal rocoso. Luego Haig (1955) y Stuardo (1962) destacaron el comensalismo que los juveniles presentaban sobre los asteroideos *Stichaster striatus* Müller & Troschel, 1840, *Meyenaster gelatinosus* (Meyen, 1834) y el anthozoo *Phymactis clematis* (Drayton, 1846), refiriéndose a los adultos como cangrejos de vida libre en la zona intermareal. Contrariamente, también se le ha encontrado sólo en asociación con otros animales, nunca viviendo libremente en la zona intermareal (Antezana *et al.* 1965, Viviani 1969, Villarroel 1989). De modo que no ha existido una visión clara sobre el hábitat que poseen los cangrejos adultos en la zona intermareal.

El presente estudio tiene como objetivo determinar si los adultos de *Allopetrolisthes spinifrons* poseen, al igual que sus juveniles, un hábito de vida comensal sobre los diferentes tipos de hospedadores (anthozoos y asteroideos). Para ello se ha investigado la distribución y estructura po-

blacional del porcelánido sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* y dos nuevos hospedadores encontrados en la IV Región: el anthozoo *Phymanthea pluvia* (Drayton, 1846) y el asteroideo *Heliaster helianthus* (Lamarck, 1816).

MATERIALES Y METODOS

Las muestras proceden de un sector rocoso expuesto, La Pampilla, Península de Coquimbo (29°57'S-71°21'W), IV Región, Chile (Fig. 1). Este sector presenta un ambiente heterogéneo, con paredones de diversa altura, canales y grandes rocas aflorando en el intermareal. La zonación de las especies en el sector corresponde a los descrito para la región por Santelices (1989).

En este sector se revisaron 200 especímenes de cada uno de los anthozoos hospedadores y 100 especímenes de *Heliaster helianthus* capturados entre agosto y octubre de 1994. Esto se realizó en la zona intermareal durante los períodos de marea baja. Para cada hospedador se registró: número de comensales presentes, tamaño de cada cangrejo (longitud del caparazón: LC), el sexo en el caso de los adultos (considerados como individuos reproductivamente maduros, LC>8.0 mm (Baeza 1994)) y la presencia de hembras ovigeras.

También se registró el tamaño de cada hospedador. Para los hospedadores anthozoos se determinó el diámetro máximo del disco pedal (DDP) y para *Heliaster helianthus* se midió el diámetro mayor. Para realizar las mediciones en terreno se utilizó un pie de metro (precisión=0,1 mm). Además, en el caso de *Phymactis clematis* se registró el color del hospedador.

RESULTADOS

Allopetrolisthes spinifrons ocupa el sector más oscuro y protegido de los hospedadores anthozoos, sujeto a la columna mediante sus pereiópodos y con el rostro siempre orientado hacia el disco oral de la anémona, independientemente del microhábitat y la posición que ésta ocupe en la zona intermareal. Con

mayor frecuencia se encontró en su hospedador habitual *Phymactis clematis*, sobre tres de los cuatro diferentes fenotipos que presenta esta actinia en el ambiente intermareal (rojo, verde, salmón o rojo-verde y azul) (Tabla 1). No se encontraron comensales sobre *Phymactis clematis* de color azul, fenotipo frecuentemente observado en cavernas o bajo la cara inferior de rocas.

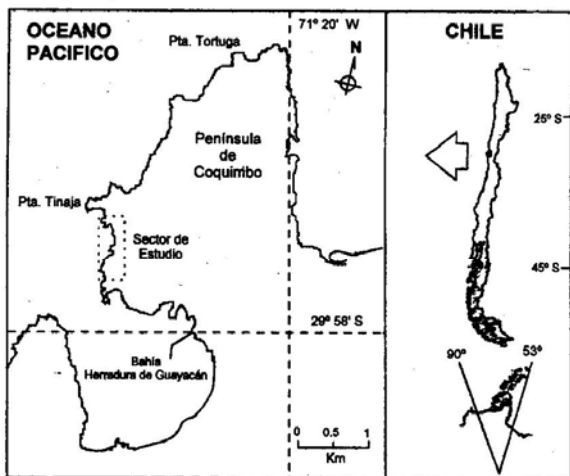


Figura 1. Área de estudio, Península de Coquimbo, Cuarta región.

Tabla 1. Frecuencia de aparición (%), Rango de Tamaño (LC) y Densidad (Promedio \pm Desviación Estándar y Rango) de *Allopetrolisthes spinifrons* sobre los diferentes hospedadores analizados. La densidad y su rango está expresados en número de individuos por hospedador (n° ind / hospedador).

Hospedador	<i>A. spinifrons</i>			
	%	Rango Tamaño (LC)	Densidad	Rango Densidad n° ind / hospedador
<i>Phymactis clematis</i>	62%	19.9 - 1.4 mm	1.21 \pm 0.56	1 - 5
<i>Phymanthea pluvia</i>	20%	16.8 - 3.2 mm	1.05 \pm 0.22	1 - 2
<i>Heliaster helianthus</i>	32%	3.9 - 1.3 mm	1.43 \pm 0.56	1 - 3

La menor frecuencia de aparición del porcelánido, respecto de las otras dos especies hospedadoras, se registró en *Phymanthea pluvia*, mientras que sobre el nuevo hospedador asteroídeo *Heliaster helianthus*, el 32% del total de especímenes analizados albergaba al menos un cangrejo comensal (Tabla 1). Éstos se encontraron en la cara aboral del asteroídeo, ya fuera escondidos en los interradios o entre las espinas.

En *Heliaster helianthus* se observaron sólo cangrejos juveniles, con una LC no superior a 3,9 mm (Tabla 1, Fig. 2A). Por el contrario, sobre los hospedadores anthozoos

habitaban cangrejos adultos y juveniles (Fig. 2B y 2C), presentando en ambos casos una distribución normal de frecuencia de tallas (Test Kolmogorov-Smirnov; $D=0,11$, $n=146$, $p>0,1$ y $D=0,13$, $n=43$, $p>0,01$ para *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia*, respectivamente). Sobre la primera actinia se observó una alta proporción de cangrejos juveniles inferiores a 5,2 mm de LC, tendencia no registrada en la segunda especie (Fig. 2B y 2C). Los cangrejos adultos representaron el 45,1% y 64,3% de la población comensal sobre *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia*, respectivamente.

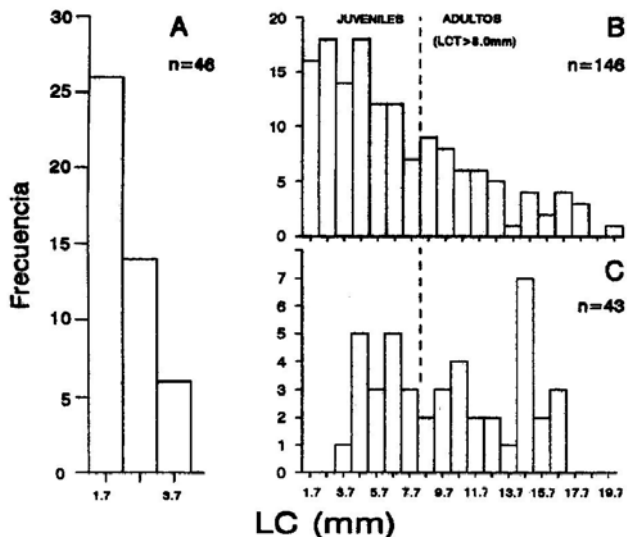


Figura 2. Frecuencia de tallas de *Allopetrolisthes spinifrons* observada durante el estudio sobre *Heliaster helianthus* (A), *Phymactis clematis* (B) y *Phymanthea pluvia* (C). n = número total de cangrejos observados sobre cada hospedador.

En total se recolectaron 42 hembras y 34 machos adultos. La proporción de sexos no se apartó significativamente de la relación 1:1 ($G=0,84$, g.l.=1, $p>0,05$). El 83,3% de las hembras presentaban huevos, ya fueran estadios tempranos (de color rojizo) o maduros (con manchas oculares).

La relación tamaño de los hospedadores anthozoos y número de comensales sobre ellos ($Densidad(D)=n^{\circ}ind/hospedador$) no es estadísticamente significativa ($r=0,17$, $ts=1,91$, g.l.=120, $p>0,05$ y $r=0,03$, $ts=0,17$, g.l.=38, $p>0,5$ en *Phymactis clematis* y

Phymanthea pluvia, respectivamente) (Tabla 2). En aquellos anthozoos sobre los cuales se encontró al porcelánido se observó una densidad constante, observándose por lo general sólo un cangrejo por hospedador, independientemente del tamaño y de la especie de actinia (Tabla 1). Sólo ocasionalmente se observaron dos o más cangrejos sobre una misma actinia. Cuando esto ocurrió se trataba de varios juveniles o de un sólo adulto junto a uno o más juveniles. Solamente en una ocasión se encontraron cinco cangrejos sobre la misma actinia (*Phymactis clematis*), todos con una LC no superior a 5,0 mm (Tabla 1).

Tabla 2. Rango de tamaño y tamaño promedio de los diferentes hospedadores de *Allopetrolisthes spinifrons* observados en la Pampilla, Península de Coquimbo. Se incluye el número de individuos analizados de cada hospedador.

Hospedador	Tamaño			
	Rango	Promedio	SD	n
<i>Phymactis clematis</i>	2.2- 8.8 cm	4.4 cm	1.07 cm	200
<i>Phymanthea pluvia</i>	1.7-10.2 cm	4.8 cm	1.85 cm	200
<i>Heliaster helianthus</i> *	7.2-21.2 cm	14.4 cm	2.34 cm	100

Nota.- * Tamaño medido como el diámetro máximo del asteroídeo

Tampoco es estadísticamente significativa la relación entre densidad del porcelánido y tamaño del hospedador asteroídeo ($r=0,02$, $ts=0,103$, g.l.=30, $p>0,05$). En aquellos asteroídeos sobre los cuales se presentaba el comensal se observó una densidad variable, encontrándose por lo general entre uno y tres cangrejos por estrella, independientemente del tamaño que está presente.

La relación entre talla del porcelánido y tamaño del hospedador es positiva y estadísticamente significativa sólo en el caso de los anthozoos ($r=0,22$, $ts=2,42$, g.l.=120, $p<0,02$ y $r=0,4$, $ts=2,73$, g.l.=38, $p<0,01$ para *Phymactis clematis* y *Phymanthea pluvia*,

respectivamente). En la primera especie, los porcelánidos de mayor y menor tamaño observados ($LC=19,9$ y $1,4$ mm) fueron encontrados sobre actinias de 5,2 y 3,2 cm de diámetro pedal, respectivamente. En *Phymanthea pluvia*, actinias de 7,8 y 5,5 cm de diámetro pedal hospedaban, respectivamente, a los cangrejos de mayor y menor tamaño observados ($LC=16,8$ y $3,2$ mm).

No se observó una relación estadísticamente significativa entre el tamaño de los porcelánidos juveniles y el tamaño presentado por *Heliaster helianthus* ($r=0,05$, $ts=0,292$, g.l.=30, $p>0,05$).

DISCUSION

Los adultos de la especie comensal *Allopetrolisthes spinifrons* también poseen un hábito de vida simbiótico. Sin embargo, solamente habitan sobre hospedadores anthozoos. Sobre *Heliaster helianthus*, en cambio, se observaron sólo a los juveniles de la especie. Esto último explica los resultados obtenidos por Haig (1955) en Valparaíso, al observar sobre los asteroideos *Stichaster striatus* y *Meyenaster gelatinosus* cangrejos con un tamaño inferior a 4,6 mm de LC. Observaciones adicionales en Coquimbo, sobre estos mismos asteroideos confirman los resultados anteriores (obs. pers.). La ausencia de cangrejos adultos sobre este tipo de hospedadores podría deberse a la predación por parte del mismo asteroideo sobre las tallas mayores del porcelánido, situación previamente descrita para *Stichaster striatus* y el porcelánido comensal *Liopetrolisthes mitra* (Dana, 1852) (Weber 1991). También podría ocurrir la migración temprana de los cangrejos juveniles hacia los hospedadores anthozoos, para evitar así la posible predación por parte del asteroideo. Otro factor que contribuiría a la migración de los cangrejos juveniles podría ser el crecimiento del porcelánido. El aumento de tamaño los haría mas vulnerables a otros posibles depredadores, al no poder ocultarse entre las espinas y los interradios del asteroideo. La alta proporción de cangrejos adultos respecto de los juveniles en *Phymanthea pluvia* y el hecho de que los cangrejos de mayor y menor tamaño observados respectivamente sobre *Heliaster helianthus* y *Phymanthea pluvia* presenten tamaños similares y pertenezcan a la misma marca de clase (Fig. 2) refuerza la idea de que los cangrejos adultos que habitan sobre los anthozoos hallan migrado anteriormente, durante su etapa juvenil, desde los hospedadores asteroideos. En este sentido las estrellas

descritas como hospedadores de la especie jugarían un papel importante en la dinámica poblacional del comensal.

En los hospedadores anthozoos una alta proporción de la población comensal está representada por cangrejos adultos. Esta es similar a la registrada en otros decápodos comensales obligados (Omori *et al.* 1994). Además, la alta proporción de hembras ovíferas y el avanzado estado de sus huevos indican la reproducción activa y viable del porcelánido sobre las actinias. Estos resultados, junto con confirmar el hábito de vida comensalismo que presentan los adultos sobre los anthozoos, sugieren una relación de comensalismo obligatorio entre *Allopetrolisthes spinifrons* y sus hospedadores. La ausencia del porcelánido en el ambiente intermareal rocoso (Antezana *et al.* 1965, Viviani 1969, Villarroel 1989, obs. pers.) y características del cangrejo que son comunes a otros porcelánidos comensales obligados (Werdning 1983) apoyan esta idea.

La adquisición de adaptaciones específicas por el porcelánido, para tolerar y aprovechar las condiciones de convivencia con su hospedador indicarían, según Werdning (1983), una dependencia mayor entre un cangrejo comensal y sus respectivos hospedadores. En este sentido, el mimetismo descrito para este porcelánido y su principal hospedador no sólo se expresa en la coloración (Stuardo 1962, Viviani 1969); la presencia de gránulos y tubérculos en su caparazón también le conceden una mayor similitud con la superficie de la actinia (Viviani 1969). La habilidad que presenta el porcelánido para descansar entre los tentáculos de las actinias sin provocar la descarga de los nematocistos y así evitar ser capturado (Stuardo 1962, Viviani 1969) constituye por si sola otra importante adaptación para tolerar la vida

sobre su hospedador. Esta situación también ha sido descrita en otros decápodos y peces, todos simbioses obligatorios de anémonas (Mariscal 1970, Levine & Blanchard 1980).

La estrecha relación taxonómica entre los hospedadores del porcelánido también permiten caracterizarlo como un comensal obligado (ver Werding 1983). *Allopetrolisthes spinifrons* sólo habita sobre anémonas cuando adulto y el nuevo hospedador anthozoo *Phymanthea pluvia* ha sido considerado por Carlgren (1959) como una especie estrechamente relacionada con *Phymactis clematis*, su hospedador habitual. Si bien los cangrejos juveniles también se encuentran sobre asteroideos, la selectividad del porcelánido respecto de los hospedadores que habita aumenta a medida que éste va completando su desarrollo (Baeza & Stotz en prep.). También es probable que el asentamiento larval del porcelánido ocurra sobre sus hospedadores. Así lo indica el frecuente encuentro de larvas megalopa sobre *Phymactis clematis* y *Heliaster helianthus* (Baeza 1994). Esta es otra característica compartida por cangrejos comensales obligados (Castro 1978) que indica sin duda una mayor dependencia del porcelánido respecto de sus hospedadores.

La notoria diferencia entre la coloración del cangrejo (básicamente verde) y *Phymanthea pluvia*, de un vivo color naranja (Carter 1965) y el frecuente encuentro de esta anémona en pozas intermareales (Baeza & Stotz en prep.), importantes áreas de reclutamiento y hábitat de peces carnívoros, que cuentan entre sus presas más importantes a crustáceos porcelánidos (Varas & Ojeda 1990), sugieren una mayor intensidad de depredación sobre el porcelánido al habitar este hospedador. Esto podría explicar la

menor frecuencia de aparición del cangrejo sobre esta actinia comparada con la observada sobre *Phymactis clematis*, hospedador con el cual presenta un acentuado mimetismo (Stuardo 1962, Viviani 1969). Aun así, la ventaja que el porcelánido obtiene de esta nueva asociación es la misma que le entrega su hospedador habitual, una protección eficaz contra otros animales, posibles depredadores y competidores, concedida por el poder urticante de sus tentáculos (Stuardo 1962). La ubicación del porcelánido en el sector menos visible de la actinia puede ser considerada como una conducta con la cual incrementar la probabilidad de escape a la predación, especialmente al habitar en pozas intermareales y donde el mimetismo con su hospedador puede ser reducido.

Finalmente, el frecuente encuentro de sólo un cangrejo por actinia, independientemente de la especie y el tamaño que está presente, coincide con los resultados obtenidos por Stuardo (1962), Antezana *et al.* (1965) y Viviani (1969). Si bien las especies congénicas de vida libre *Allopetrolisthes angulosus* (Guérin, 1835) y *A. punctatus* (Guérin, 1835) se distribuyen como densas agrupaciones entre rocas y en grietas en la zona intermareal (Viviani 1969 y observaciones personales), *A. spinifrons* presenta un hábito de vida solitario sobre su hospedador. Este hábito de vida solitario es producido por el comportamiento territorial agresivo de los adultos (Baeza 1994). Un comportamiento territorial también ha sido descrito para otros decápodos simbioses obligados (Huber 1987) e indica sin duda el alto valor que los hospedadores anthozos representan para esta especie, como se podría esperar de un comensal obligado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer la valiosa ayuda prestada en terreno por P. Romero (UCN) y M. Riveros. También se agradece la colaboración de M. Julio durante la preparación del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Antezana, T.; Fagetti, E. & M. T. Lopez. 1965. Observaciones bioecológicas en decápodos comunes de Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 12 (1,2 y 3):1-60.
- Baeza, J.A. 1994. Evidencia de territorialidad y utilización de hospedadores simpátricos intermareales por el cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards), en sector La Pampilla, Península de Coquimbo. Seminario de investigación para Licenciatura. Universidad Católica del Norte. 66 p.
- Carligen, O. 1959. Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Perú. *Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49*. 38 *Lunds Universitets Arsskrift* 56(6):1-38.
- Carter, D. 1965. Actinias de Montemar, Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 12(1,2 y 3):129-160.
- Castro, P. 1978. Settlement and habitat selection in the larvae of *Echinoecus pentagonus* (A. Milne Edwards), a brachyuran crab symbiotic with sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 34(3):259-270.
- Diesel, R. 1988. Male-Female association in the spider crab *Inachus phalangium*: the influence of female reproductive stage and size. *Journal of Crustacean Biology* 8(1):63-69.
- Gray, I.E. 1961. Changes in abundance of the commensal crabs of *Chaetopterus*. *Biological Bulletin* 120:353-359.
- Gore, R.H. & L.G. Abele. 1976. Shallow water porcelain crabs from the Pacific coast of Panama and adjacent Caribbean waters (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) *Smithsonian Contributions to Zoology* 237:1-30.
- Haig, J. 1955. The Crustacea Anomura of Chile. *Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49*. 20. *Lunds Universitets Arsskrifts* 51(12):1-68.
- Haig, J. 1960. The Porcellanidae (Crustacea, Anomura) of the eastern Pacific. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 24:1-440.
- Herrkind, W.; Stanton, G. & E. Conklin. 1976. Initial characterization of the commensal complex associated with the anemone, *Lebrunia danae*, at Grand Bahama. *Bulletin of Marine Science* 26(1):65-71.
- Huber, M.E. 1987. Aggressive behavior of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachyura: Xanthidae). *Journal of Crustacean Biology* 7(2):238-248.
- Levine, D.M. & O.J. Blanchard Jr. 1980. Acclimation of two shrimps of the genus *Periclimenes* to sea anemones. *Bulletin of Marine Science* 30(2):460-466.

- Mariscal, R.N. 1970. An experimental analysis of the protection of *Amphiprion xanthurus* Cuvier & Valenciennes and some other anemone fishes from the sea anemones. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4:134-149.
- Omori, K.; Yanagisawa, Y. & N. Hori. 1994. Life history of the caridean shrimp *Periclimenes ornatus* Bruce associated with a sea anemone in southwest Japan. *Journal of Crustacean Biology* 14(1):132-145.
- Rickner, J.A. 1975. New records of the porcellanid crab, *Polyonyx gibbesi*, Haig from the Texas coast (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* 28(3):213-214.
- Ross, D.M. 1983. Symbiotic relations. In Abele L.G. (ed), *The Biology of Crustacea* 7:163-212. Academic Press, New York.
- Santelices, B. 1989. *Algas Marinas de Chile*, 339 p. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*, 776 p. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Stuardo, J. 1962. El comensalismo de *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards). *Gayana Zoología* 6:5-9.
- Varas, E. & F.P. Ojeda. 1990. Intertidal fish assemblages of the central chilcan coast: Diversity, abundance and trophics patterns. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 25(2):59-70.
- Villarroel, H. 1989. Coexistencia, repartición de hábitats y alimento en crustáceos porcelánidos. Tesis para optar al título profesional de Biólogo Marino y Licenciado en Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte. 75 p.
- Viviani, C.A. 1969. Los Porcellanidae (Crustacea Anomura) chilenos. *Beitrag zur Neotrophischen Fauna* 6(1):1-14.
- Weber, L. 1991. Sinonimia y caracterización de *Liopetrolisthes mitra* (Dana, 1852) y *Liopetrolisthes patagonicus* (Cunningham, 1871) n.comb. *Gayana Zoología* 55(1):13-22.
- Werding, B. 1983. Kommensalische porzellaniden aus der Karibik (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* 45(1):1-14.