

**Selección del hábitat durante el asentamiento larval de *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae), un cangrejo comensal de la anémona *Phymactis clematis* (Drayton, 1798) (Coelenterata: Anthozoa)**

Habitat selection during larval settlement of *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae), a commensal crab of the sea anemone *Phymactis clematis* (Drayton, 1798) (Coelenterata: Anthozoa)

Juan A. Baeza y Wolfgang B. Stotz

Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Departamento de Biología Marina, Casilla 117, Coquimbo, Chile.  
 abaeza@nevados.cecun.ucn.cl

**RESUMEN**

El presente estudio investiga la selección del hábitat durante el asentamiento larval de *Allopetrolisthes spinifrons*, comensal de *Phymactis clematis*. Para ello, 4 de 16 jaulas experimentales colocadas durante 1996 en el submareal somero de bahía La Herradura, Coquimbo, Chile, recibieron uno de los siguientes tratamientos: (1) un control, con 10 bolones; (2) 10 cangrejos conspecificos adultos; (3) 10 anémonas, o (4) 10 anémonas y 10 adultos conspecificos. Se observó que las larvas megalopa del cangrejo preferentemente se asientan en anémonas habitadas por cangrejos conspecificos, en anémonas no habitadas por éstos, o sólo ante conspecificos sin anémonas, decreciendo en ese orden el asentamiento. En las jaulas control no se recolectaron larvas. El patrón de utilización de microhábitats y de asociación de los reclutas (larvas megalopa y primer cangrejito) de la especie comensal con los adultos conspecificos, determinado mediante la recolección de cada cangrejo en cada anémona, grieta, o bajo cada roca o bolón en un cuadrante de 500 m<sup>2</sup> en el intermareal de La Pampilla, península de Coquimbo, confirmó esta tendencia. Se concluye que (1) la asociación simbiótica de *A. spinifrons* con *P. clematis* se establece a partir del estadio larval del cangrejo comensal mediante un comportamiento de selección activa del hábitat, (2) que el asentamiento de *A. spinifrons* ocurre sobre la anémona *P. clematis*, siendo inducido por las mismas hospedadores, por los cangrejos conspecificos o por una combinación de los dos estímulos anteriores y (3) que las larvas megalopa del cangrejo comensal demuestran una preferencia durante el asentamiento por aquellas anémonas habitadas por adultos o juveniles conspecificos respecto de las no habitadas.

Palabras clave: Selección del hábitat, asentamiento larval, comensal, Decapoda, Chile.

**ABSTRACT**

Habitat selection during larval settlement was studied in *Allopetrolisthes spinifrons*, a commensal crab of the sea anemone *Phymactis clematis*. For that purpose, 16 experimental cages (4 replicates in each case) were located during 1996 in the shallow subtidal of La Herradura bay, Coquimbo, Chile, with one of the following treatments: (1) a control, with 10 boulders; (2) 10 conspecific adults crabs; (3) 10 sea anemones; or (4) 10 sea anemones and 10 conspecific adults crabs. It was observed that after 20 days, megalopae larvae of the crab settled preferentially on sea anemones inhabited by crabs, sea anemones without crabs, or only with conspecifics, the settlement level decreasing in this order. Megalopae larvae were not collected inside control cages. Habitat-use pattern and association pattern between recruits (megalopae larvae and first crab instar) and juveniles and adults conspecifics, both determined by an extensive collection of crabs on sea anemones, crevices, or beneath each rock or boulder in a 500 m<sup>2</sup> quadrant located on the rocky intertidal of La Pampilla, Peninsula of Coquimbo, confirmed experimental results. It is concluded that: (1) a symbiotic association between *Allopetrolisthes spinifrons* and *Phymactis clematis* is established during the larval stage of the porcelain crab by an active habitat selection behaviour, (2) settlement of *A. spinifrons* occurs on the sea anemone *Phymactis clematis*, being induced by the same host, by conspecifics crabs, or by a combination of both stimuli, and (3) megalopae larvae of the commensal crab show preferences during settlement by sea anemones inhabited by conspecifics adults or juveniles over those not inhabited by them.

Key words: Habitat selection, larval settlement, commensal, Decapoda, Chile.

## INTRODUCCION

La selección del hábitat durante el asentamiento larval es uno de los eventos más importantes durante el ciclo de vida de la mayoría de los invertebrados marinos que presentan una fase planctónica de dispersión (Meadows & Campbell 1972). Esto es especialmente cierto en organismos sésiles, cuya movilidad es nula después del asentamiento. En estas especies, una mala elección del lugar donde asentarse puede causar la muerte futura del organismo. No obstante, aún en invertebrados móviles, como en la mayoría de los crustáceos decápodos, que son capaces de corregir una mala elección inicial (Jensen 1989), ha sido demostrado un comportamiento activo de selección del hábitat por las etapas larvales competentes (Botero & Atema 1982, Herrnkind & Butler 1986, Jensen 1989, 1991). En la langosta *Homarus americanus* (Milne-Edwards), el asentamiento larval se realiza preferentemente en rocas cubiertas de macroalgas y el último estadio larval posee la capacidad de retardar su metamorfosis cuando este estímulo no se encuentra presente (Botero & Atema 1982). Para la larva "pueruli" de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) ha sido demostrada una preferencia durante el asentamiento por algas rojas muy ramificadas (Herrnkind & Butler 1986). En tanto, en los cangrejos porcelánidos *Petrolisthes cinctipes* (Randall) y *P. eriomerus* Stimpson, las larvas megalopa se asientan preferentemente ante la presencia de adultos conespecíficos, retardando la metamorfosis en ausencia de estos últimos (Jensen 1989, 1991).

Un comportamiento activo de selección del hábitat durante el asentamiento larval también debería ser importante en decápodos móviles que han adoptado un hábito de vida simbiótico (el término simbiote es utilizado durante el presente estudio *sensu* de Bary 1865 (en Castrò 1978) "vida en común", sin mención de los beneficios y costos para ambos de los asociados). En estas

especies, el hábitat que utilizan (otros organismos vivos) es escaso, de carácter puntual, y en consecuencia sólo una pequeña fracción de la superficie en el ambiente puede ser habitada. Restricciones o dificultades para encontrar un lugar apropiado en el medio producirían evolutivamente en los estadios larvales de dichas especies un comportamiento de búsqueda de los hábitats apropiados. No obstante, a pesar de que la adopción de un hábito de vida simbiótico resulta ser una de las adaptaciones ambientales más importantes en crustáceos decápodos (Ross 1983), no se ha determinado el momento durante el cual se establece la asociación en la mayoría de las relaciones. Particularmente, no se ha demostrado si este proceso se lleva a cabo por la selección activa del hábitat durante el asentamiento larval.

En crustáceos decápodos y otros invertebrados de vida libre donde la selección del hábitat es el producto de la preferencia larval al momento del asentamiento, señales físicas del ambiente (i.e. luminosidad, movimiento del agua, color, contorno, rugosidad del sustrato, tipo de sedimento) son utilizadas para ubicar el sitio donde asentarse (Meadows & Campbell 1972, Durante 1991, James & Underwood 1994, Lemire & Bourget 1996). La presencia de adultos conespecíficos es tal vez una de las señales más importantes para el asentamiento en muchas especies sésiles y algunas móviles, como se ha demostrado en varios taxa de invertebrados (Decapoda: Jensen 1989, 1991; Cirripedia: Knight-Jones 1953; Echinodermata: Highsmith 1982; Echiura: Suer & Phillips 1983; Polychaeta: Wilson 1968, 1970, Jensen & Morse 1984, Pawlik 1986; ver también revisión de Burke 1986). Una reducción del riesgo de predación (Highsmith 1982, Jensen 1991) y un aumento en la habilidad competitiva interespecífica (Buss 1981) son dos de los principales beneficios obtenidos por esta estrategia de asentamiento larval. En la mayoría de los casos

anteriores una sustancia química difundible en el agua (Jensen 1991, Boudreau *et al.* 1993) o adsorbida por el sustrato o superficie del lugar donde habitan los conoespecíficos (Knight-Jones 1953, Wilson 1968, 1970, Suer & Phillips 1983, Jensen & Morse 1984, Pawlik 1986) induce la respuesta de atracción mostrada por las larvas competentes.

En decápodos comensales o simbioses en general, los dos únicos estudios realizados han demostrado que el contacto con tejidos del hospedador facilita el asentamiento (Castro 1978) o resulta ser un requerimiento esencial obligatorio para completar el desarrollo larval (Pohle & Telford 1981). La escasa evidencia existente sugiere que, más que la presencia de conoespecíficos u otras señales físicas del ambiente, el hospedador es el que induce el asentamiento larval en las especies simbioses. No obstante, aún no se posee una visión clara respecto de los mecanismos fisiológicos y ecológicos de la selección del hábitat en este tipo de especies.

El cangrejo *Allopetrolisthes spinifrons* habita desde Perú hasta Mehuín, Chile (Viviani 1969). Ha sido descrito como ectocomensal obligado (Baeza & Stotz 1995) sobre diez diferentes hospedadores: las anémonas de mar *Phymactis clematis* (Drayton, 1846) y *Phymanthea pluvia* (Drayton, 1846), las estrellas de mar *Heliaster helianthus* (Lamarck, 1816), *Stichaster striatus* Müller & Troschel 1840, y *Meyenaster gelatinosus* (Meyen, 1834), las lapas *Fissurella crassa* Lamarck, 1822, *F. nigra* Lesson, 1831, *F. pulchra* Sowerby, 1935, y *F. cumingii* Reeve, 1849, y el murcído *Concholepas concholepas* (Brugiere, 1789) (Haig 1955, 1960, Stuardo 1962, Antezana *et al.* 1965, Viviani 1969, Baeza & Stotz 1995, en prep.). Larvas megalopa, junto con los primeros cangrejos de la especie pueden ser encontrados sobre todos los hospedadores, mientras que los juveniles y adultos conoespecíficos solamente habitan sobre las anémonas *Phymanthea pluvia* y *Phymactis clematis*. En

este último hospedador, es común encontrar larvas megalopa y estadios tempranos de vida bentónica junto con los adultos cohabitando en una misma anémona (Baeza & Stotz 1995). La información sugiere que la larva megalopa de *A. spinifrons*, tiene la capacidad de asentarse y metamorfosear sobre todos sus hospedadores. No obstante, se desconoce si estas últimas también se asientan en algún otro tipo de microhábitat utilizado por especies conoespecíficas de vida libre, por lo que no se ha comprobado la existencia de un proceso de discriminación y selección activa del hábitat durante el asentamiento larval. Tampoco se ha determinado la posible discriminación y selección de otras señales potenciales, como la presencia de adultos y juveniles conoespecíficos, que induzcan el asentamiento larval en *A. spinifrons* de manera análoga a lo descrito para decápodos de vida libre (Botero & Atema 1982, Herrnkind & Butler 1986, Jensen 1989, 1991).

El presente estudio tiene por objeto investigar la selección del hábitat por la etapa larval competente del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons*. Específicamente, mediante experimentación de terreno, el análisis de la utilización de microhábitats, y el estudio del patrón de asociación entre las larvas megalopa y los adultos de la especie, se pretende determinar si el asentamiento larval es un proceso activo inducido por el hospedador, por los adultos conoespecíficos, o por una mezcla de ambos estímulos.

## MATERIALES Y METODOS

### SITIOS DE ESTUDIO

Los experimentos para determinar si el asentamiento larval de *A. spinifrons* es inducido por la presencia de su hospedador habitual, adultos conoespecíficos, o una mezcla de ambos estímulos, se realizaron durante el verano (enero a marzo) de 1996 en dos sitios del submareal somero en bahía La Herradura de Guayacán (29°58'S-71°22' W), Chile (Fig. 1). Dos experimentos se

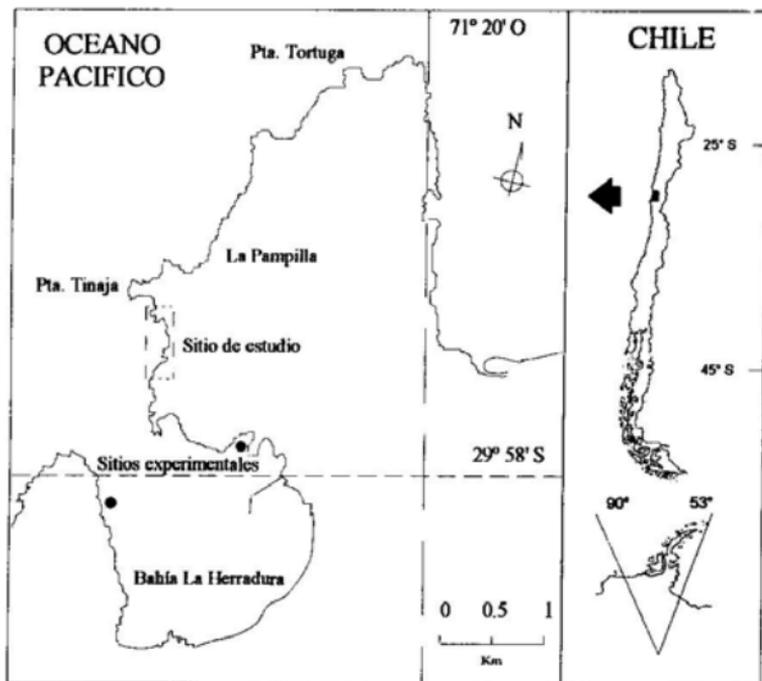


Figura 1. Sitios experimentales en bahía La Herradura de Guayacán (círculos rellenos) y sitio de estudio en el intermareal rocoso de playa La Pampilla (rectángulo), península de Coquimbo.

Figure 1. Experimental sites in La Herradura de Guayacán bay (filled circles) and study site in the rocky intertidal of La Pampilla beach (rectangle), peninsula of Coquimbo.

realizaron en el extremo noroeste más protegido de la bahía y un tercero en el extremo sur-oeste más expuesto de la bahía. El sustrato rocoso de ambos sectores es dominado por una comunidad de fondos blanqueados, encontrándose entre sus principales componentes algas coralinas crustosas, el erizo negro *Tetrapyguis niger* (Molina, 1782) y la anémona *Phymanthea pluvia*. Ocasionalmente, el hospedador habitual de esta especie *Phymactis clematis* también puede ser encontrado.

El análisis del uso de microhábitats de las larvas megalopa y del primer cangrejo de la especie y de asociación de estos últimos estadios con los juveniles y adultos conspecíficos se realizó desde marzo a abril de 1996

en playa La Pampilla, península de Coquimbo ( $29^{\circ}57'S-71^{\circ}21'W$ ) (Fig. 1). La Pampilla es una playa rocosa intermareal semi expuesta y muy heterogénea, compuesta por roca metamórfica, la que se cubre de céspedes algales, principalmente por *Ulva* spp. y *Gelidium* spp. durante la mayor parte del año. En grietas y entre bolones se encuentra la anémona *P. clematis*. Esta anémona presenta una amplia variación de su coloración, pudiendo encontrarse tonos azules, rojos, verdes y pardos (Sebens & Paine 1978, Baeza & Stotz 1995). El muestreo de *P. clematis* estuvo centrado en los tres últimos colores ya que *A. spinifrons* no habita sobre el color azul de esta especie (Baeza & Stotz 1995).

## EXPERIMENTO Y UNIDAD EXPERIMENTAL

Para el experimento se construyeron jaulas de fierro (40 x 40 x 15 cm de altura) cubiertas de pintura inoxidable, con una amplia base de cemento y abiertas en su lado superior. En cada una de las jaulas se estableció uno de los siguientes cuatro tratamientos: (1) un control, con 10 rocas de tamaño similar a las anémonas hospedadoras de *A. spinifrons*, (2) 10 cangrejos, 5 hembras y 5 machos adultos de *A. spinifrons* de longitud del caparazón (LC) > 8,0 mm, (3) 10 anémonas de color verde y de diámetro de disco pedal (DDP) > 4,5 mm y (4) 10 anémonas de tamaño y coloración similar al tratamiento anterior y 10 cangrejos adultos adicionales, también del mismo tamaño y en la misma proporción sexual empleada en el segundo tratamiento. Cada tratamiento se replicó 4 veces, utilizando 16 jaulas en total. En la parte superior abierta de cada jaula se colocó una malla anchovetera doble para lograr un diámetro de poro no superior a 5 mm. De esta manera se impidió el escape de los cangrejos porcelánidos y se evitó la entrada de potenciales depredadores. Mediante buceo semi-autónomo, se colocaron las jaulas a lo largo de dos transectos paralelos a la línea de costa, a 1 y 1,5 m de profundidad en cada uno de los sitios experimentales establecidos. Las jaulas ubicadas a lo largo del transecto se separaron 2 m una de otra y se utilizó un diseño sistemático de interdispersión para ordenar las replicas de los 4 diferentes tratamientos (Hurlbert 1984). Los tres experimentos se realizaron consecutivamente, comenzando el 16 de enero, el 28 de enero y el 16 de febrero respectivamente. Durante los dos primeros experimentos realizados en el sector más protegido de la bahía, las jaulas se recolectaron luego de 10 y 15 días de colocadas. Durante el tercer experimento realizado en el sector más expuesto de la bahía, las jaulas se recolectaron después de 20 días de colocadas. Luego de recolectadas, las jaulas se lavaron con agua dulce a presión, se tamizó el agua y se recolectó todo orga-

nismo vivo presente en ella. En adición, en las jaulas con hospedadores y en el control, las anémonas y bolones se revisaron visualmente y mediante el tacto, para determinar la presencia o ausencia de larvas megalopa en ellas. Las larvas megalopa de *A. spinifrons* se identificaron bajo el estereomicroscopio utilizando la descripción de Barrientos (1998). Posibles diferencias significativas respecto del número de larvas megalopa encontradas en los diferentes tratamientos se analizaron mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1969).

En cangrejos porcelánidos, a diferencia de otras taxa de invertebrados, el asentamiento y metamorfosis no son eventos concurrentes. Una vez que la larva selecciona donde asentarse, gradualmente pierde la capacidad natatoria debido a la atrofia de sus pleópodos. Luego de 2 ó 3 semanas, ocurre la metamorfosis a cangrejito I, que posee las mismas características del adulto (Jensen 1991, Barrientos 1998). En consecuencia, el reclutamiento es definido durante el presente estudio como la presencia de larvas megalopa o el primer cangrejito de *A. spinifrons* en las diferentes jaulas experimentales o en las anémonas. Los dos estadios anteriores se denominaron como reclutas, considerados como todos los cangrejos inferiores a 2,0 mm LC. Este tamaño crítico se estableció de acuerdo al tamaño promedio + 2 desviaciones estándar del primer cangrejito de la especie (longitud del caparazón promedio =  $1,54 \pm 0,28$  mm, Baeza & Stotz en prep.). Juveniles y adultos por el contrario son todos aquellos cangrejos superiores a 2,0 mm LC.

El grado de exposición al oleaje de playa La Pampilla no permite la instalación y mantención prolongada de las jaulas experimentales. Es por ello que la etapa experimental se realizó en el submareal somero, donde el ambiente menos expuesto permitió la permanencia de las jaulas por un período

suficiente para registrar el asentamiento de *A. spinifrons*. Los sitios experimentales se seleccionaron de tal manera que la abundancia de *P. clematis* y de *A. spinifrons* fuese baja para impedir que otros hospedadores o con-específicos en el medio circundante al experimento afectasen los resultados.

#### USO DE MICROHABITATS

Para comprobar los resultados obtenidos durante los experimentos de terreno y determinar si el asentamiento de *A. spinifrons* ocurre exclusivamente sobre los hospedadores antozoos o en adición, en otros microhábitats utilizados por especies de vida libre, se revisó cada anémona, grieta, o espacio bajo rocas y bolones en un trecho de costa de 500 m comprendido dentro de la franja sublitoral y el mesolitoral de La Pampilla. Las anémonas se revisaron visualmente y mediante el tacto, recolectándose cada larva megalopa o cangrejo observado. En las grietas, los cangrejos observados más al interior se recolectaron mediante varillas delgadas de acero. Durante el muestreo se desechó como unidad muestral válida toda anémona, grieta, roca o bolón en las que no fuese posible recolectar todos los cangrejos observados o cuando alguno se escapó y no pudo ser recapturado. Cuando bajo una roca o bolón se observaron piedrecillas, rocas más pequeñas o arena gruesa, ésta también se recolectó y se observó bajo el estereomicroscopio en el laboratorio para determinar la presencia o ausencia de cangrejos. Cada cangrejo recolectado desde *P. clematis* o desde cada grieta o bolón se colocó en una bolsa para su transporte. En el laboratorio se estimó el número de cangrejos de *A. spinifrons* recolectado por tipo de microhábitat, así como de otras especies de porcelánidos simpátricos de vida libre. El tamaño (LC) de cada uno de los cangrejos recolectados se midió mediante un pie de metro (precisión = 0,01 mm).

En adición, se estimó la superficie muestreada de los diferentes microhábitats

analizados. Para las anémonas se midió en terreno el diámetro del disco pedal (DDP) y se estimó su superficie de acuerdo a la ecuación: superficie de la anémona =  $4 \cdot \pi \cdot 0,5312 \cdot \text{DDP}$  establecida por Baeza (1995). En el caso de las rocas y bolones, se estimó su superficie mediante un cuadrante de 625 cm<sup>2</sup>. El largo y la profundidad máxima y mínima en el centro y extremo de cada grieta se midió mediante una regla. De acuerdo a la topografía de cada grieta, su superficie se estimó según la figura geométrica a la que más se asemejase.

#### PATRON DE ASOCIACION

Para determinar si los cangrejos reclutas (larvas megalopa + cangrejito I) y los juveniles o adultos de *A. spinifrons* se distribuyen aleatoriamente en *P. clematis* o bien, si existe algún patrón de asociación entre ellos, se ajustó la distribución binomial a las diferentes combinaciones de reclutas y juveniles o adultos cuando dos o más cangrejos se observaron cohabitando en un mismo hospedador. Posibles diferencias significativas entre las distribuciones observadas y esperadas (binomial) fueron detectadas mediante la prueba Chi-cuadrado de bondad de ajuste (Sokal & Rohlf 1969).

## RESULTADOS

#### EXPERIMENTO

Durante los dos primeros experimentos realizados en el sector noroeste más protegido de la bahía, para determinar si ocurre una selección activa del hábitat durante el asentamiento de *A. spinifrons*, no se recolectaron reclutas (larvas megalopa y primer cangrejito) en ninguna de las jaulas experimentales. En el interior de todas éstas se observó una capa relativamente gruesa de fango, independientemente del tratamiento que recibieran, pudiendo causar la ausencia de larvas megalopa. Por el contrario, durante el tercer experimento realizado en el sector más expuesto de la bahía se recolectaron 7 reclutas (Tabla 1).

Tabla 1. Número total, promedio y desviación estándar (S.D.) de los reclutas (larvas megalopa y cangrejito I) de *Allopetrolisthes spinifrons* recolectados desde las diferentes jaulas en el submareal somero expuesto de bahía La Herradura, durante el tercer experimento.

Table 1. Total number, mean and standard deviation (S.D.) of recruits (megalopae larvae and first crab instar) of *Allopetrolisthes spinifrons* collected from cages located in the exposed shallow subtidal of La Herradura bay, during the third experiment.

Tratamiento	Jaulas				Total	Nº larvas y cangrejito I	
	1	2	3	4		Promedio	S.D.
Control	0	0	0	0	0	0,00	0,00
Cangrejos	0	0	0	1	1	0,25	0,50
Anémonas	0	1	1*	0	2	0,50	0,58
Cangrejos + Anémonas	0	0	3	1*	4	1,00	0,41

\* = larva megalopa.

De ellos, 2 eran larvas megalopa (1,2 y 1,3 mm LC) junto a 5 primeros cangrejos conespecíficos. La longitud del caparazón de estos últimos varió entre 1,5 y 1,8 mm, con un promedio de  $1,64 \pm 0,11$  mm LC.

En el tercer experimento, el mayor número de reclutas ( $n = 4$ ) se recolectó en las jaulas con anémonas y cangrejos en su interior, seguido de las jaulas sólo con anémonas ( $n = 2$ ) y las jaulas sólo con cangrejos ( $n = 1$ ). Ninguna de las larvas megalopa o primeros cangrejos se recolectaron desde las jaulas control. Si bien las diferencias en la frecuencia de cangrejos reclutas entre los diferentes tratamientos no difirió significativamente (Kruskall-Wallis ANDEVA, H (3, N = 16) = 3,125,  $p = 0,3728$ ) (Tabla 1), sí existe una correlación significativa (coeficiente Kendall de correlación de rango,  $\tau = 0,41$ ,  $n = 16$ ,  $p = 0,0261$ ), lo cual sugiere que el asentamiento de *A. spinifrons* no ocurre en el ambiente natural, a no ser que se encuentren presentes anémonas, cangrejos adultos o ambos estímulos a la vez, aumentando la frecuencia de este proceso en ese orden.

#### USO DE MICROHABITATS

El patrón de uso de microhábitats detectado para los reclutas (las larvas megalopa y primer cangrejito) de *A. spinifrons* en el inter-

mareal de La Pampilla confirma la tendencia observada durante el experimento, con relación a que el asentamiento solamente ocurre ante la presencia de hospedadores y/o cangrejos conespecíficos. En 203 anémonas analizadas en el intermareal de La Pampilla, se recolectó junto con 191 adultos y juveniles, un total de 52 cangrejos reclutas (9 larvas megalopa y 43 cangrejos I) de *A. spinifrons* (Tabla 2). En tanto, no se observaron larvas megalopa o el cangrejito I del porcelánido comensal en grietas o bajo rocas y bolones. Por el contrario, en este tipo de microhábitats se encontró un gran número de cangrejos inferiores a 2 mm LC de las especies simpátricas de vida libre *Allopetrolisthes angulosus* (Guérin, 1835), *Petrolisthes violaceus* (Guérin, 1835) y *Petrolisthes* spp. junto con sus adultos conespecíficos (Tabla 2), lo cual señala que la ausencia de larvas megalopa y del cangrejito I de *A. spinifrons* en grietas, rocas y bolones no se debió a la eventual dificultad de encontrar en estos ambientes heterogéneos a cangrejos de tan pequeño tamaño. A su vez, la superficie de los microhábitats utilizados por especies de vida libre, en comparación con las anémonas, probablemente esté subestimada, pues esta estimación se realizó simplificando la heterogeneidad propia de estos microhábitats. Por lo tanto, a pesar de que se analizó un área

Tabla 2. Patrón de utilización de anémonas como hospedadores versus otros microhábitats por los reclutas (larvas megalopa y cangrejito I) de *Allopetrolisthes spinifrons*, en comparación con el de las especies simpátricas de porcelánidos presentes en el intermareal rocoso de La Pampilla, península de Coquimbo. Para cada especie, se indica el número total de cangrejos > 2 mm LC y reclutas asociados a anémonas o viviendo en grietas, rocas y bolones.

Table 2. Habitat-use pattern by recruits (megalopae larvae and first crab instar) of *Allopetrolisthes spinifrons* in comparison with that of free-living congeneric crabs inhabiting the rocky intertidal of La Pampilla, peninsula of Coquimbo. For each species the total number of crabs > 2 mm LC and recruits associated to sea anemones or living in crevices, rocks and beneath boulders is indicated.

Especie	Tamaño cangrejos	N° cangrejos por microhábitat	
		Anémonas	Grietas, rocas y bolones
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	Cangrejos > 2 mm LC	191	0
	Larvas y cangrejito I	52	0
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	Cangrejos > 2 mm LC	0	446
	Cangrejos < 2 mm LC	0	4
<i>Petrolisthes violaceus</i>	Cangrejos > 2 mm LC	0	701
	Cangrejos < 2 mm LC	0	25
<i>Petrolisthes</i> spp.	Cangrejos > 2 mm LC	0	287
	Cangrejos < 2 mm LC	0	8
Superficie total analizada (cm <sup>2</sup> )		13 627	19 732
Número analizado		203	88

comparativamente mucho mayor de grietas, rocas y bolones que de anémonas, aún así no fue posible encontrar reclutas de *A. spinifrons* que no estuviesen asociados a las anémonas, lo que confirma los resultados experimentales.

#### PATRON DE ASOCIACION

El patrón de asociación entre los reclutas (larvas megalopa + cangrejito I) de *A. spinifrons* y los juveniles y adultos conespecíficos también sugiere que el asentamiento de la especie ocurre de preferencia sobre hospedadores habitados por adultos conespecíficos. De las 203 anémonas recolectadas, 170 (83,7%) albergaban al menos a un cangrejo comensal. En 112 anémonas se observó sólo a un cangrejo, en 44 a dos cangrejos, en 13 a

tres, y en una anémona a cuatro cangrejos comensales. De las 203 anémonas analizadas, 8 (3,9%) eran habitadas sólo por un recluta (LC < 2 mm). Dicha proporción es significativamente menor que el porcentaje de anémonas donde al menos un recluta cohabitó junto a un adulto o juvenil conespecífico (38 de las 202 anémonas analizadas, 18,7%) (Chi-cuadrado de independencia con corrección de Yates,  $\chi^2 = 20,62$ , g.l. = 1,  $p < 0,0001$ ). Quince de las 44 anémonas en las que se observaron a dos cangrejos eran cohabitadas por dos adultos, dos juveniles o un adulto y un juvenil, 28 por un adulto o juvenil junto a un recluta del comensal y solamente una por dos reclutas de *A. spinifrons*. Según la distribución aleatoria binomial, el número esperado de anémonas con las diferentes combi-

naciones de adultos o juveniles y reclutas serían 27, 15 y 2 respectivamente. En consecuencia, la asociación entre reclutas y adultos + juveniles no es aleatoria (distribución binomial, Chi-cuadrado de bondad de ajuste,  $\chi^2 = 17,1$ , g.l. = 2,  $p = 0,0002$ ). Esto se debe a que el número de adultos o juveniles cohabitando sobre una misma actinia es menor que el esperado por el azar (Chi-cuadrado de independencia con corrección de Yates,  $\chi^2 = 5,51$ , g.l. = 1,  $p = 0,0189$ ) y a que el número de cangrejos reclutas y juveniles o adultos cohabitando sobre una misma anémona es significativamente mayor que el esperado por el azar (Chi-cuadrado de independencia con corrección de Yates,  $\chi^2 = 6,55$ , g.l. = 1,  $p = 0,0105$ ). Al ocurrir tres cangrejos sobre una misma anémona, el número de adultos o juveniles junto a un recluta también fue superior que lo esperado por el azar (10 vs 6, valor observado y esperado respectivamente). No obstante, debido al bajo número de anémonas con tres cangrejos cohabitando no se registraron diferencias significativas entre dichas distribuciones (distribución binomial, Chi-cuadrado de bondad de ajuste,  $\chi^2 = 2,8$ , g.l. = 3,  $p = 0,4235$ ). En la anémona donde se observó a los 4 cangrejos, uno de ellos era una hembra ovígera, uno era un cangrejo de 2,2 mm LC (posiblemente un cangrejito II) y los últimos dos cangrejos presentaron una LC inferior a 2,0 mm.

Estos resultados indican que cuando ocurre el asentamiento en *P. clematis*, las larvas megalopa son más atraídas hacia las anémonas en las que habita un adulto o juvenil conespecífico. Además, demuestran un comportamiento de repulsión entre adultos y/o juveniles conespecíficos sobre un mismo hospedador.

## DISCUSION

Como resultado de los experimentos realizados en el presente estudio, se observó una tendencia respecto del patrón de selección del

hábitat durante el asentamiento larval de *A. spinifrons*. Esta tendencia se confirmó mediante el análisis del uso de microhábitats de los reclutas (megalopa y cangrejito I) y del patrón de asociación de estos estadios con los juveniles y adultos conespecíficos. En consecuencia, la información en conjunto permite concluir respecto de los microhábitats y hospedadores analizados que (1) la asociación simbiótica de *A. spinifrons* con *P. clematis* se establece a partir del estadio larval del cangrejo comensal mediante un comportamiento de selección activa del hábitat, (2) el asentamiento de *A. spinifrons* ocurre sobre la anémona *P. clematis*, siendo inducido por las mismos hospedadores, por los cangrejos conespecíficos o por una combinación de los dos estímulos anteriores y (3) las larvas megalopa del cangrejo comensal demuestran una preferencia durante el asentamiento por aquellas anémonas habitadas por adultos o juveniles conespecíficos respecto de las no habitadas por conespecíficos.

A pesar de que durante el presente estudio solamente se analizó el asentamiento de *A. spinifrons* sobre la anémona *P. clematis*, otros nueve invertebrados han sido citados previamente como hospedadores de este cangrejo comensal, incluyendo varias especies de estrellas de mar y lapas en el intermareal y *Concholepas concholepas* en el submareal (Bacza & Stotz 1995, en prep.). También se ha observado la presencia de las larvas megalopa y de los dos primeros cangrejitos del comensal en estos hospedadores, lo cual indicaría que en adición a *P. clematis*, el asentamiento larval de *A. spinifrons* también ocurre sobre ellos. Posiblemente, la amplia gama de hospedadores utilizados durante este proceso sea una estrategia de la larva de *A. spinifrons* frente a la dificultad experimentada para encontrar su hábitat predilecto (e.g. un hospedador anthozoo específico y/o un adulto conespecífico). De hecho, la abundancia de *A. spinifrons* en el intermareal es muy inferior respecto de la registrada

para otros porcelánidos simpátricos de vida libre. Mientras que *Petrolisthes violaceus* y *Allopetrolisthes angulosus* pueden ser encontrados con densidades superiores a 1000 y 500 individuos por metro cuadrado, respectivamente (Villarreal 1989), *A. spinifrons*, por su asociación obligada con *P. clematis* (Baeza & Stotz 1995), sólo ocurre con densidades no superiores a ca. 2 individuos por metro cuadrado (Baeza, datos sin publicar). Las dificultades experimentadas por las larvas megalopa de *A. spinifrons* durante su período competente para encontrar un hospedador habitado o no por adultos conespecíficos, seleccionarían evolutivamente preferencias secundarias por otros hospedadores alternativos (i.e. estrellas de mar, lapas) en caso de no encontrar a los primeros y evitar así la mortalidad.

El hecho de que el patrón de asentamiento larval registrado durante los experimentos coincida con el patrón de utilización del hábitat de los reclutas en el intermareal y de asociación de estos estadios con los adultos y juveniles conespecíficos indica que la selección del hábitat durante el asentamiento larval es el principal determinante del patrón de distribución presentado por los reclutas de *A. spinifrons*.

La información previa existente para la especie (Haig 1955, 1960, Viviani 1969, Villarreal 1982, Baeza & Stotz 1995) junto con la obtenida durante el presente estudio permite reconstruir la historia de vida temprana de *A. spinifrons*. El cangrejo establece la asociación comensal con *P. clematis* y el resto de sus hospedadores a partir de su estadio larval. Para ello, la megalopa del cangrejo utiliza un comportamiento activo de selección del hábitat, seleccionando preferentemente anémonas habitadas por adultos o juveniles conespecíficos. Debido a la escasez de los cangrejos adultos y hospedadores en el intermareal, una larva que no encuentre durante su período de competencia a un hospedador habitado, seleccionarían alternativamente ané-

monas no habitadas así como otras especies de estrellas de mar, lapas, o el gastrópodo *Concholepas concholepas*. Aquellas larvas asentadas sobre hospedadores alternativos pasan las dos primeras mudas sobre ellos y luego migran hacia *P. clematis* u otro hospedador anthozoo *Phymanthea pluvia* (Baeza & Stotz 1995, en prep.). Es de esperar que la mortalidad sea alta durante este proceso de migración.

Lo que tienen en común todos los hospedadores utilizados por *A. spinifrons* es la producción de mucus, del cual podrían alimentarse los reclutas y juveniles de la especie, tal como ha sido comprobado para varias otras especies de decápodos simbioses (Knudsen 1967, Stimson 1990, Shima & Kakinuma 1993, Fukami *et al.* 1994). Esto podría estar limitando el rango de invertebrados utilizables durante el asentamiento larval en esta especie.

Además, debido a las dificultades experimentadas por las larvas competentes de *A. spinifrons* para encontrar un hábitat apropiado, es posible suponer que evolucione en ellas la capacidad de retardar la metamorfosis y extender así su período de competencia (Pechenik 1984). La capacidad de retardar la metamorfosis ha sido anteriormente comprobada para el cangrejo congénico *P. eriomerus* (Jensen 1991) y otros decápodos de vida libre (Cobb 1968, Herrkind & Butler 1978, Botero & Atema 1982, Christy 1989, O'Connor 1990).

Finalmente, la asociación de la larva megalopa o del primer cangrejito de *A. spinifrons* con adultos o juveniles conespecíficos después del asentamiento sobre *P. clematis*, podría otorgarle a estos estadios de vida bentónica temprana beneficios tales como protección ante la depredación. De hecho, mediante experimentos de laboratorio se ha demostrado que la sobrevivencia de los juveniles del porcelánido *P. eriomerus* aumenta ante la presencia de depredadores

cuando se encuentran asociados con adultos conespecíficos (Jensen 1991). Un beneficio similar también ha sido comprobado para los reclutas del equinodermo *Dendraster excentricus*, cuya larva competente también se asienta preferentemente donde habitan sus adultos (Highsmith 1982). La posible protección ante potenciales depredadores otor-

gada por los adultos o juveniles conespecíficos explicaría la preferencia demostrada por las larvas megalopa hacia las anémonas de *P. clematis* que albergan al menos un cangrejo adulto o juvenil conespecífico. Nuevos estudios experimentales deberán contrastar esta última idea.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a ECOLMAR y a Domingo Lancelotti de la Universidad Católica del Norte, por haber permitido el análisis de las muestras en su laboratorio. También se agradece a Patricio Romero y Mónica Riveros por su participación durante la etapa experimental y de campo, respectivamente. Los comentarios de dos revisores anónimos hicieron una contribución sustancial al presente manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- Antezana T, E Fagetti & MT López. 1965. Observaciones bioecológicas en decápodos comunes de Valparaíso. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 12: 1-60.
- Baeza JA. 1995. Territorialidad y utilización de hospedadores simpátricos intermareales por el cangrejo porcelánico comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae) en el centro norte de Chile. Seminario para Licenciatura en Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte, 69 p.
- Baeza JA & W Stotz. 1995. Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* (Drayton, 1846) y dos nuevos hospedadores. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 30: 255-264.
- Barrientos R. 1998. Descripción del desarrollo larval de *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) y *Liopetrolisthes mitra* (Dana, 1852) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae), en condiciones de laboratorio. Tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias del Mar y Título de Biólogo Marino, Universidad Católica del Norte. En preparación.
- Botero L & J Atema. 1982. Behaviour and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 2: 59-69.
- Boudreau B, F Bourget & Y Simard. 1993. Behavioral responses of competent lobster postlarvae to odor plumes. *Marine Biology* 127: 63-69.
- Burke RD. 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. *Bulletin of Marine Science* 39: 323-331.
- Buss LW. 1981. Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate. *Science* 213: 1012-1014.
- 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: 259 - 270.
- Christy JH. 1989. Rapid development of the magalopae of the fiddler crab *Uca pugilator* reared over sediment: implications for models of larval recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 57: 259-265.
- Cobb JS. 1968. Delay of moult by the larvae of *Homarus americanus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 2251-2253.
- Durante KM. 1991. Larval behavior, settlement preference, and induction of metamorphosis in the temperate solitary ascidian *Molgula citrina* Alder & Hancock. *Journal of Experimental Marine Biology and*

Ecology 145: 175-187.

- Fukami K, JG Greenwood & N Iwasaki. 1994. Utilization of coral mucus by Crustacea living in reef. *Bulletin of Marine Science and Fisheries, Kochi University* 14: 37-38.
- Haig J. 1955. The Crustacea Anomura of Chile. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 20. *Lunds Universitets Arsskrifts* 51: 1-68.
- Haig J. 1960. The Porcellanidae (Crustacea, Anomura) of the eastern Pacific. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 24: 1-440.
- Hermkind W & M Butler. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenil microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 34: 23-30.
- Highsmith RC. 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adults sand dollar beds. *Ecology* 63: 329-337.
- Hulbert SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- James RJ & AJ Underwood. 1994. Influence of colour of substratum on recruitment of spirorbid tubeworms to different types of intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 105-115.
- Jensen GC. 1989. Gregarious settlement by megalopae of the porcelain crabs *Petrolisthes cinctipes* (Randall) and *P. eriomerus* Stimpson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 131: 223-231.
- Jensen GC. 1991. Competency, settling behavior, and postsettlement aggregation by the porcelain crab megalopae (Anomura: Porcellanidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 153: 49-61.
- Jensen RA & DE More. 1984. Intraspecific facilitation of larval recruitment: gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 83: 107-126.
- Knight-Jones EW. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during settling in *Balanus balanoides* and other barnacles. *Journal of Experimental Biology* 30: 584-598.
- Knudsen JW. 1967. *Trapezia* and *Tetralia* as obligate ectoparasites of pocilloporid and acroporid corals. *Pacific Science* 21: 51-57.
- Lemire M & E Bourget. 1996. Substratum heterogeneity and complexity influence micro-habitat selection of *Balanus* sp. and *Tubularia crocea* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 135: 77-87.
- Meadows PS & JI Campbell. 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Advances in Marine Biology* 10: 271-382.
- O' Connor NJ. 1990. Flexibility in timing of the metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator*. *Marine Ecology Progress Series* 68: 243-247.
- Pawlik JR. 1986. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae: Polychaeta). *Marine Biology* 91: 59-68.
- Pechenik JA. 1984. The relationship between temperature, growth rate, and duration of planktonic life for larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 44: 1-28.
- Pohle G & M Telford. 1981. The larval development of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae) in laboratory culture. *Bulletin of Marine Science* 31: 753-773.
- Ross DM. 1983. Symbiotic relations. En: Abele LG (ed.), *The Biology of Crustacea* 7: 163-212. Academic Press, Nueva York.

- Sebens KP & RT Paine. 1978. Biogeography of anthozoans along the west coast of south America: habitat, disturbance and prey availability. Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Ecology of Southern Hemisphere 1: 219-237.
- Shima T & Y Kakinuma. 1993. Symbiotic life of porcelanid crab *Neopetrolisthes maculatus* and the sea anemone *Stichodactyla gigantea*. Zoological Science 10 (Suppl.): 164.
- Sokal RR & FJ Rohlf. 1969. Biometry, 776 p. Freeman & Co., San Francisco.
- Stimson J. 1990. Stimulation of fat-body production in the polyps of the coral *Pocillopora damicornis* by the presence of mutualistic crabs of the genus *Trapezia*. Marine Biology 106: 211-218.
- Stuardo J. 1962. El comensalismo de *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards). Gayana, Zoología 6: 5-8.
- Suer AL & DW Phillips. 1983. Rapid, gregarious settlement of the larvae of the marine echiuran *Urechis caupo* Fisher & Macginitie 1928. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 67: 243-259.
- Viviani CA. 1969. Los Porcellanidae (Crustacea, Anomura) chilenos. Beitrage zur Neotropischen Fauna 6: 1-14.
- 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.
- Wilson DP. 1968. The settlement behaviour of the larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 48: 387-435.
- Wilson DP. 1970. Additional observations on larval growth and settlement of *Sabellaria alveolata*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 50: 1-31.