



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

**EL METABOLISMO Y LA AUDACIA DE LOS CANGREJOS
ERMITAÑOS COMO CARACTERÍSTICAS DETERMINANTES EN EL
ESCALAMIENTO DEL COMBATE POR CONCHAS**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO:
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
BIOL. KARLA NATIVIDAD GARCIA CABELLO**

DIRECTORA DE TESIS:

**DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

COMITÉ TUTORAL:

**DR. JAVIER ALCOCER DURAND
FES-IZTACALA, UNAM**

**DR. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ
UMDI-SISAL, UNAM**

**DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX., octubre, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Índice

Resumen	3
Introducción.....	4
Hipótesis	8
Método.....	8
Resultados	14
Discusión	19
Referencias	25

Resumen

La competencia por los recursos es uno de los principales retos en la naturaleza. Muchos factores juegan un papel en la obtención y retención de un recurso, entre ellos las asimetrías entre contrincantes que otorgan cierta ventaja a aquel con el mayor potencial de retención del recurso (PRR). Los cangrejos ermitaños ocupan conchas de gasterópodos como recurso clave que influye en la adecuación individual. En el presente estudio evaluamos dos factores que han sido poco estudiados en su relación con las interacciones agonísticas: la tasa metabólica y la audacia como rasgo de personalidad. A través de combates simétricos por talla disminuimos el efecto de la asimetría de este factor entre contrincantes, dejando lugar a la estimación del papel de la tasa metabólica estándar (potencial metabólico absoluto y relativo al oponente), así como la asimetría de la audacia entre los cangrejos durante el desarrollo de un combate. La hipótesis plantea que un vínculo entre la fisiología y el comportamiento podría explicar las habilidades relativas de los cangrejos durante un combate con consecuencias evolutivas en términos de adecuación. Se evaluó la competencia metabólica mediante la medición de la tasa metabólica estándar (TME). Se midió la diferencia individual en la audacia a partir de medir el tiempo de uso de refugio. Se consideró la asimetría del armamento (quela izquierda) como otro carácter. A continuación, se parearon machos por talla y se registraron las conductas en combates asimétricos donde un cangrejo tenía una concha de buena calidad, mientras que el otro tenía una de baja calidad. Los resultados mostraron que no existe correlación entre la TME, la audacia y el tamaño de la quela. Sin embargo, la TME y la audacia influyen en la decisión de iniciar un combate. Estos caracteres juegan un papel importante, pero independiente tanto en el inicio, como en el desarrollo de un combate.



Introducción

Los cangrejos ermitaños y el uso de concha

La falta de calcificación del exoesqueleto abdominal hace a los cangrejos ermitaños vulnerables ante las condiciones ambientales (Hazlett, 1981). Es por esto que los cangrejos ermitaños se han adaptado a la ocupación de conchas vacías de gasterópodos. El uso de conchas de gasterópodos proporciona a los ermitaños la protección que les permite a lidiar con el estrés físico y la depredación (Bertness 1982). La fuerte asociación entre los cangrejos y las conchas como refugio tiene una influencia en varios aspectos de su biología, como el crecimiento (Osorno, Fernández-Casillas & Rodríguez-Juárez 1998) y la supervivencia (Hazlett 1981), entre otros. Por lo tanto, la concha es un recurso clave que influye en la adecuación individual de los cangrejos ermitaños, lo cual las hace un recurso competido entre los ermitaños.

La ocupación de conchas por los cangrejos ermitaños en el intermareal, es el resultado de una interacción compleja entre la preferencia (Bertness 1980; Arce & Alcaraz 2012), la disponibilidad (Scully 1979; Turra, Pedini & Leite 2001), la experiencia previa (Meireles, Biagi & Mantelatto 2008) y la habilidad competitiva de los individuos. La disponibilidad de conchas vacías en el campo es baja (Reese 1969) por lo que existe competencia por interferencia privando a otro individuo de su concha (Elwood & Neil, 1992; Hazlett 1981). La competencia por interferencia en los cangrejos ermitaños se conoce como “combate por conchas” (Elwood & Neil, 1992; Hazlett 1981). De ésta manera, el combate es una vía importante de obtención de una nueva concha en los cangrejos ermitaños (Hazlett 1966).

Combate por recursos limitados

La limitación de recursos en la naturaleza, como alimento, pareja y territorio hace que entre los individuos exista conflicto de intereses (Briffa & Sneddon 2010; Huntingford & Turner 2013). La resolución del conflicto puede ocurrir a través de una interacción directa o combate, donde factores como la habilidad individual, el valor del recurso y la agresividad juegan un papel importante en la probabilidad de éxito (Maynard Smith & Parker 1976). La habilidad individual o potencial de retención del recurso (PRR; Parker 1974) es una combinación entre características fisiológicas y morfológicas entre las cuales se incluyen el tamaño corporal, el tamaño del arma y las reservas energéticas (Caldwell 1987). El valor del recurso determina la motivación de los animales y juega un papel importante en la decisión de involucrarse o no en un combate (Enquist, Plane & Röed 1985; Briffa & Sneddon 2010; Maynard Smith, 1982). La agresividad es la tendencia a escalar durante el combate independientemente del PRR o del valor relativo del recurso (Barlow, Rogers & Fraley 1986).

Potencial de retención del recurso

La habilidad individual o PRR se reconoce como el principal determinante para ganar o perder un encuentro agonístico (Parker 1974). El PRR depende de diversas características como el tamaño corporal, la fuerza, el tamaño de las armas, reservas energéticas y el potencial metabólico; Parker & Rubenstein 1981; Tricarico *et al.* 2008). Sin embargo, el PRR se estima con mayor frecuencia a partir de la talla relativa entre contrincantes (Sneddon, Huntingford & Taylor 1997). La talla determina entre otras cosas diferencias en la fuerza y desarrollo del armamento de los animales, factores que son importantes en la resolución de las interacciones agonísticas (McElligott *et al.* 1998). La talla influye en el inicio, la estructura y el resultado final del combate (Dowds & Elwood 1985; Briffa & Sneddon 2007). En cangrejos ermitaños, como en otros crustáceos, el tamaño corporal determina el tipo de conductas dominantes en una interacción (Elwood & Neil 1992), por ejemplo en *Clibanarius vittatus*, *Clibanarius signatus* y *Pagurus longicarpus* se ha observado que el cangrejo de mayor talla es el que inicia el combate (Elwood & Dowds 1983; Tricarico *et al.* 2008).

Las asimetrías en el PRR entre los oponentes determinan la probabilidad de obtener o mantener en su posesión el recurso disputado (Parker & Rubenstein 1981). Cuando la asimetría de talla entre individuos es reducida, la asimetría de otros caracteres juega un papel importante en la toma de decisión de los oponentes y en el resultado del combate (Tricarico *et al.* 2008) como pueden ser los niveles de testosterona en aves (Ligon *et al.* 1990), las reservas de grasa en libélulas (Marden & Waage 1990), los niveles de proteína en plasma y la concentración de calcio en el exoesqueleto de langostas (Vye *et al.* 1997). La importancia de la diferencia en la talla en el PRR se acentúa en los organismos que presentan armamentos, dada la relación (generalmente alométrica) entre el tamaño corporal y las armas (McElligott *et al.* 1998; Schroeder & Huber 2001). Un ejemplo es el cangrejo de río *Orconectes rusticus* en el cual la talla corporal se relaciona de manera alométrica con el tamaño de las quelas y esto a su vez con la probabilidad de éxito en el combate (Schroeder & Huber 2001).

La capacidad del individuo para manipular las armas y ejecutar señales agonísticas se correlaciona con la talla y con el potencial metabólico de los animales, ya que la manipulación de las armas y la ejecución de conductas y señales agonísticas dependen de la intensidad y resistencia para ejecutar conductas repetidas en las diferentes fases del combate (Payne & Pagel 1997; Tricarico *et al.* 2008). Los combates en los cangrejos ermitaños, como otras especies de animales, presentan conductas de manera secuencial (Enquist & Leimar 1983), de tal forma que el combate escala en intensidad, incrementándose los costos asociados a cada una de las conductas involucradas (Elwood, (Pothanikat, & Briffa 2006). Los combates implican inversiones costosas en términos de

tiempo, energía, incrementan el riesgo de depredación y en ocasiones incurren en lesiones físicas (Briffa & Sneddon 2007).

La diferencia en la capacidad aeróbica y anaerobia, así como en las reservas energéticas entre los individuos son importantes en la toma de decisiones en el escalamiento del combate (Briffa & Sneddon 2007). La asimetría en el potencial metabólico de los individuos es importante en la resolución del combate y es un factor que puede ser evaluado por ambos oponentes. Los combates implican una elevación significativa en la tasa metabólica individual conforme aumenta la intensidad (Hack 1997; Brown *et al.* 2003), en este caso el individuo en desventaja por agotamiento suele retirarse del combate antes de recibir daños físicos o lesiones (Taylor *et al.* 2003). De tal forma, la demanda energética determina la intensidad de las conductas agonísticas desplegadas por el atacante, y juega un papel importante en la decisión de los perdedores de ceder el recurso (Briffa & Sneddon 2007). Por ejemplo, el escalamiento en el combate entre grillos (*Achaeta domesticus*) depende de los costos metabólicos entre los oponentes (Hack 1997).

El campo de actividad metabólica (diferencia entre la TME y la tasa metabólica máxima durante ejercicio aeróbico sostenido, representa la energía disponible para realizar actividades físicas incluyendo la locomoción, la persecución de presas, el escape de depredadores y las interacciones agonísticas (Fry 1947; Pörtner 2002). La TME se correlaciona de manera positiva con el metabolismo máximo y el campo de actividad metabólico (Groves *et al.* 1979). La TME se relaciona de manera positiva con el desempeño aeróbico de los individuos y con su habilidad competitiva (Hammond *et al.* 2000; Chappell *et al.* 2009). Una elevada capacidad aeróbica es ventajosa en los combates por conchas de cangrejos ermitaños (Mowles *et al.* 2008). Es por esto que la TME se reconoce como un aspecto central de en estudios de combate (McNab 2002; Hulbert & Else 2004). La tasa metabólica estándar (TME) es la tasa más baja del metabolismo durante un ciclo medido en ectotermos inactivos y en un estado de postabsorción, siendo el equivalente a la tasa metabólica basal (TMB) en endotermos (McNab 2002; Rosenfeld *et al.* 2015). La TME se relaciona con el tamaño de los órganos como el corazón, el intestino, el hígado y los riñones (Piersma 2002) ya que una alta capacidad metabólica requiere una maquinaria costosa, lo que incrementa la tasa metabólica en reposo (Krasnov *et al.*; Hammond *et al.* 2000). La relación estrecha entre la conducta de los individuos, su desempeño físico y la TME se explica en función de la maquinaria metabólica que proporciona la energía con la que el individuo será capaz de ejecutar ciertas conductas (Biro & Stamps 2010) .

La TME, y por lo tanto el potencial metabólico, varía entre individuos de la misma especie, una vez controladas fuentes de variación como la temperatura y la talla corporal, la edad o el sexo (Killen *et al.* 2012). La TME se ha correlacionado con el desempeño en los

encuentros agonísticos; Por ejemplo, Brown y colaboradores (2003) demostraron que individuos de *Macrobrachium rosenbergii* con mayor tasa metabólica estándar tienen mayor probabilidad de ganar un combate. De igual manera en combates de *Pagurus bernhardus*, se sugiere que los cangrejos atacantes que pueden sostener una respiración aeróbica por más tiempo suelen ganar los encuentros (Mowles, Cotton & Briffa 2009).

Consistencia de las respuestas funcionales y conductuales

Las respuestas biológicas relevantes (en términos de adecuación darwiniana) que se manifiestan de manera consistente en los individuos son blanco de la selección natural (Dingemanse & Réale 2005; Nespolo & Franco 2007). Las diferencias individuales de la conducta que presentan los organismos de manera consistente en el tiempo y / o entre situaciones se define como personalidad (Dingemanse & de Goede 2004; Dingemanse & Réale 2005; Réale *et al.* 2007). Los individuos pueden de manera consistente presentar diferencias en uno o más rasgos de la personalidad como la audacia, niveles de agresividad, reactividad, el nivel de exploratorio, etc. (Réale *et al.* 2007). Diferencias consistentes en la conducta de los individuos han sido reportadas para peces, reptiles, anfibios, insectos, arañas y cefalópodos, etc. (Gosling 2001).

Las diferencias en la personalidad pueden estar asociadas a diferencias en el potencial metabólico de los animales, muchas veces estimadas a través de la TME o del metabolismo basal en endotermos (Careau *et al.* 2008). La audacia se ha relacionado con un ritmo de vida acelerado y se asume que este es impulsado por una alta tasa metabólica, que favorece la obtención de recursos y la disminución de riesgos asociados a su alta actividad (riesgo de depredación lo que muestra que son potencialmente más hábiles en la obtención de recursos (Stamps, 2007). Las asimetrías en la personalidad, de manera similar a las asimetrías metabólicas, pueden influir de manera importante en el éxito de los individuos ante un combate (Courtene-Jones & Briffa 2014) mostró que los cangrejos ermitaños *Pagurus bernhardus* que exhiben de manera consistente un tiempo corto de uso de refugio (audaces) se acercan rápido a otros cangrejos y lo hacen también en la investigación de objetos nuevos.

Hipótesis

Si la toma de decisiones de los cangrejos ermitaños durante el combate se relaciona con su potencial metabólico, su personalidad y su armamento, entonces se espera que los individuos con mayor tasa metabólica estándar, más audaces y con una quela más grande escalen a mayor nivel los combates.

Objetivo general

Explorar la relación entre la tasa metabólica, el tamaño de la quela y la personalidad de los individuos, así como el papel que juegan las asimetrías de dichos caracteres en el desarrollo de los combates por conchas de gasterópodos.

Objetivos particulares

- a) Estimar la consistencia de la tasa metabólica estándar en los cangrejos ermitaños.
- b) Estimar si el tiempo de refugio de los cangrejos ermitaños es una respuesta consistente y por lo tanto, un indicador del nivel de audacia.
- c) Evaluar la relación entre la tasa metabólica estándar, el tamaño del armamento y la audacia en los cangrejos ermitaños.
- d) Evaluar la influencia de las asimetrías de la tasa metabólica, de la personalidad y el tamaño del armamento entre los contrincantes en el desarrollo de encuentros agonísticos.

Colecta y aclimatación

Los cangrejos ermitaños, *Calcinus californiensis*, se recolectaron durante la marea baja en agosto de 2014 (n=100). Se recolectaron cangrejos ocupando conchas de *Stramonita biserialis* que es la concha preferida y la más ocupada en campo por esta especie (Arce & Alcaraz 2011, 2012). Los cangrejos se llevaron al laboratorio en contenedores individuales para evitar interacciones e intercambios de concha. Los cangrejos se aclimataron durante dos semanas en contenedores individuales dentro de un tanque común con flujo constante de agua marina a 35 ‰, con una temperatura de $28 \pm 1^\circ\text{C}$ y un fotoperiodo de 12 h de luz y 12 h de oscuridad. Los cangrejos se alimentaron cada tercer día con un pellet (New Spectrum). A cada organismo se le ofrecieron conchas de *S. biserialis* de diferentes tamaños para que seleccionaran la concha de talla preferida y después de 48 horas las conchas vacías se retiraron de los contenedores.

Tasa metabólica.

La tasa metabólica estándar (TME) se determinó a partir de la medición de la tasa de consumo de oxígeno (VO_2) en machos previamente aclimatados y en estado post-absortivo. Los cangrejos se colocaron en cámaras respirométricas de acrílico (0.022 L) que se sumergieron en un contenedor más grande (60L; 28°C , aeración, concentración de oxígeno disuelto $>5\text{mg/L}$). Los cangrejos se aclimataron a los respirómetros dos horas antes de iniciar las mediciones de consumo de oxígeno. Los experimentos se realizaron entre las 12:00 y las 14:00 horas, que es la hora del día en la que *Calcinus californiensis* registra la menor actividad metabólica (Alcaraz & Kruesi 2012). Los experimentos de medición de consumo de oxígeno se realizaron en dos ocasiones con una semana de diferencia que denominamos día 1 y día 7, esto con el fin de estimar la consistencia de la respuesta metabólica como se ha realizado con otros crustáceos (Brown *et al.* 2003; Alcaraz & Kruesi 2012). Los cangrejos que mudaron un día previo o un día después de las mediciones se eliminaron del experimento ya que el estado fisiológico se modifica debido al proceso de la muda (Chang & Mykles 2011).

El consumo de oxígeno se midió en un sistema de respirometría semicerrado (Cech & Brauner 2011). La concentración de oxígeno disuelto inicial se registró, posteriormente las cámaras respirométricas se cerraron herméticamente durante 20 minutos. Al término de este periodo, las cámaras se abrieron y se midió la concentración de oxígeno disuelto final. El oxígeno disuelto fue medido con un sensor polarográfico y un oxímetro (YSI Modelo 5000; 0.01 mg/L). El consumo de oxígeno se calculó con la siguiente fórmula:

$$\text{VO}_2 = (([\text{OD}_i] - [\text{OD}_f])V / t)$$

Donde la tasa de consumo de oxígeno (VO_2 ; $mg\ O_2\ h^{-1}$) se calculó a partir de la diferencia entre el oxígeno disuelto inicial (OD_i ; $mg\ O_2\ L^{-1}$) y el oxígeno disuelto final (OD_f ; $mg\ O_2\ L^{-1}$) en cada cámara respirométrica, considerando el volumen de agua en cada cámara (V ; 0.022 L) y el tiempo que la cámara permaneció cerrada (t , 20 minutos; Cech & Brauner 2011). En cada experimento se utilizó una cámara respirométrica vacía como control. El consumo de oxígeno se corrigió restando el valor del oxígeno disuelto en las cámaras control al valor del consumo de oxígeno de cada cangrejo. Debido a que la TME incrementa con el peso corporal (Schmidt-Nielsen K. 1990; Alcaraz & Kruesi 2012) se utilizaron los valores residuales de la TME calculados a partir de la regresión que describe la relación entre el peso y la TME de los cangrejos para determinar la tasa metabólica independiente del peso de los animales. Los valores residuales de la TME se calcularon como la diferencia entre la TME observada y la TME esperada a partir de la ecuación que describe el consumo de oxígeno en función peso de los animales. De esta manera, los cangrejos con TME más alta de lo esperado en relación a su tamaño tuvieron valores residuales positivos, mientras que aquellos con TME más baja de lo esperado tuvieron valores residuales negativos. Estos valores se utilizaron en los análisis estadísticos. La consistencia de la respuesta individual de la TME de los cangrejos se evaluó usando una prueba de correlación de Pearson de la TME del día 1 y del día 7 (Nespolo & Franco 2007; Bell, Hankison & Laskowski 2009).

Estimación del nivel de audacia.

La audacia de los animales se determinó a partir de la medición del tiempo de refugio dentro de su concha (TR) como lo han estimado algunos autores (Johnson & Sih 2007; Briffa, Rundle & Fryer 2008b; Briffa & Greenaway 2011). Los experimentos de TR se realizaron un día después de cada medición de consumo de oxígeno (día 2 y día 8) en la hora de mayor actividad de los cangrejos, entre las 07:00 y las 9:00 horas. Los experimentos se realizaron en un tanque (41cm x 19cm x 25cm) con agua salina (35‰) a una temperatura de $28 \pm 1\ ^\circ C$ y con aireación constante.

Los cangrejos se tomaron con la mano de sus compartimientos individuales y se sostuvieron durante 5 segundos fuera del tanque provocando así la retracción de estos dentro de la concha. Después se colocaron en el sustrato del tanque experimental con la apertura de la concha hacia arriba. El tiempo de refugio se determinó como el tiempo transcurrido desde que la concha se colocó en el sustrato hasta que los cangrejos mostraron los primeros pares de apéndices ambulatorios a la altura de la apertura (Briffa *et al.* 2008). El tiempo de ejecución de la conducta de cada cangrejo se midió con un cronómetro. Los cangrejos que tardaron más de 300 segundos en salir de la concha se retiraron del sustrato y ese fue el máximo de tiempo de respuesta que se consideró en los análisis estadísticos. Este tiempo se definió a partir de experimentos y observaciones previas en las que un cangrejo tuvo tiempo de respuesta mayor de los 300 segundos, por lo que los datos no se

sesgaron artificialmente como lo sugiere Stamps y colaboradores (2012). Los experimentos se grabaron para tener un respaldo videográfico en caso de dudas o algún tipo de incertidumbre durante la observación. Los cangrejos que mudaron dos días previos o un par de días después del experimento, así como las hembras, no se consideraron para los análisis estadísticos.

Los valores bajos de TR indican que el cangrejo se retrajo por un tiempo relativamente corto dentro de la concha, lo cual los señala como más audaces. La consistencia del nivel de audacia se evaluó a partir de una prueba de correlación de Pearson entre las mediciones del día 2 y el día 8 (Briffa *et al.* 2008b; Courtene-Jones & Briffa 2014). Los valores de TR se multiplicaron por -1 para los análisis posteriores y facilitar la relación de ésta variable en términos de audacia contra las conductas de los combates; es decir, los cangrejos con valores bajos de TR se consideraron como más tímidos y los individuos con valores altos como audaces.

Tamaño corporal y dimensiones del armamento (quela).

Al término de los experimentos de TME y nivel de audacia, los cangrejos se extrajeron de sus conchas calentando el ápice de estas con una pistola de silicón. Los cangrejos se pesaron con una balanza (OHAUS, ± 0.1 g). Se midió el largo del cefalotórax y el largo de la quela izquierda con un vernier (± 0.1 mm). Las conchas que ocupaban los cangrejos se pesaron y se les tomaron las medidas del largo y ancho de la concha y largo y ancho de la apertura. Los valores residuales del largo de la quela izquierda se calcularon a partir de la regresión que describe la relación entre el tamaño de la quela y el peso de los cangrejos ($Q=aM^b$). Los valores residuales del tamaño de la quela se definieron como la diferencia entre el tamaño de quela observado y el tamaño de quela esperado. Los cangrejos con una quela más grande de lo esperado en relación a su tamaño tuvieron valores residuales positivos, mientras que aquellos con una quela más pequeña de lo esperado tuvieron valores residuales negativos.

Relación entre la tasa metabólica estándar, la audacia y el tamaño de la quela

La relación de la TME y el nivel de audacia de los cangrejos, la TME y el tamaño de la quela izquierda, así como la relación entre el nivel de audacia y el tamaño de la quela se exploraron a través del coeficiente de correlación de Pearson. Los valores de la TME, el nivel de audacia y Quela se normalizaron usando la raíz cuadrada para realizar la correlación en una escala similar. Los análisis se realizaron con el programa estadístico R i386 3.1.2.

Formación de pares de oponentes y encuentros agonísticos

Los cangrejos ermitaños se parearon por talla sin considerar las asimetrías del tamaño de la quela izquierda, de la TME y la audacia que pudieran existir entre contrincantes. Los

roles de atacante y defensor se asignaron al azar entre los individuos experimentales. A uno de los cangrejos ermitaños se les asignó una concha 50% ajustada respecto a la talla de la concha preferida (atacante potencial). Al otro cangrejo se le asignó una concha de talla adecuada o preferida (defensor potencial). El tamaño de las conchas ajustadas y adecuadas para cada individuo se estableció con una regresión lineal entre el peso de las conchas que ocupaban y el peso del cangrejo. Los animales permanecieron en sus tanques individuales 48 horas antes de ser utilizados en los experimentos de combate.

Los encuentros agonísticos se llevaron a cabo en una arena experimental de acrílico de 9cm de diámetro sumergida en un tanque con agua salina (35 ‰) a una temperatura de 28 ± 1 °C y con aireación constante. Los cangrejos se colocaron en la arena experimental 10 min antes de iniciar cada combate para disminuir el estrés de manipulación. Durante este periodo, los animales no mantuvieron contacto físico ni visual debido al uso de una separación de acrílico negro que se colocó en medio de la arena de combate. El experimento inició al momento de retirar la separación de acrílico. Las conductas registradas durante el combate fueron las siguientes:

1) Acercamiento: Identificada como la aproximación de alguno de los cangrejos a 1.5 cuerpos de distancia del otro. Esta conducta se consideró para su análisis como una variable binomial: 0= no se acercó y 1= se acercó. Esta conducta marca el inicio del registro de las siguientes conductas.

2) Despliegues: Presentación de quelas y pereiópodos al contrincante, incluyendo la conducta donde muestran un tamaño corporal aparentemente mayor, lo cual consiguen levantando su cuerpo apoyando los apéndices contra el sustrato.

3) Golpes con quela: El cangrejo golpea con la quela izquierda las quelas del contrincante.

4) Exploración de concha: Consiste en el contacto físico y manejo de la concha del oponente utilizando antenas, pereiópodos y/o quelas.

5) Inspección de apertura: El cangrejo atacante investiga la apertura de la concha del contrincante utilizando quelas o en ocasiones los pereiópodos, casi siempre ocurre a partir de lograr colocar la apertura del oponente justo frente a la apertura propia.

6) Inserción de quelas: El cangrejo atacante introduce sus quelas, generalmente la quela izquierda, en la apertura de la concha del oponente. La mayoría de las ocasiones sucede en la posición apertura–apertura.

7) Serie de golpes con concha: El cangrejo atacante golpea su propia concha contra la concha del contrincante. Debido a la baja frecuencia de expresión de esta conducta se evaluó como variable binomial.

Probabilidad de iniciar el combate

La probabilidad de que alguno de los contrincantes iniciara un combate en función de la diferencia relativa a su contrincante en a) TME, b) tamaño de la quela y c) audacia se evaluaron utilizando modelos lineales generalizados (GLM) con una estructura binomial y una función logística (Yasuda, Takeshita & Wada 2012). La variable binomial de respuesta fue el cangrejo que se acercó primero a su contrincante (se acercó defensor potencial = 0, se acercó atacante potencial = 1). Las variables explicativas fueron las asimetrías de la TME, el tamaño de la quela y la audacia entre contrincantes.. Se realizó un análisis para cada variable biológica. El análisis estadístico se realizó utilizando el software estadístico R i386 3.1.2.A

Tiempo de interacción y su relación con las asimetrías.

El efecto de las asimetrías en la duración del combate se exploró de manera visual y posteriormente a través una regresión polinomial de segundo orden a partir de la relación del tiempo de interacción y las asimetrías de TME, el tamaño de la quela y el nivel de audacia. Briffa y Elwood (2001) sugieren esta aproximación para explorar el tipo de modelo que describe la estructura del combate, es decir, por valoración mutua o individual. El tiempo de interacción se definió como el tiempo en el que los cangrejos presentaban alguna de las conductas antes descritas.

Las asimetrías de la TME, del tamaño de la quela y la audacia entre atacante y defensor se calcularon a partir de restar a los valores del cangrejo atacante los valores del cangrejo defensor, de tal forma que los valores positivos indican que el cangrejo atacante tuvo una diferencia a favor, es decir, mayor que el defensor; mientras que los valores negativos indican que el defensor tuvo la diferencia a favor, siendo mayor que el atacante, o bien con mayor TME o quela.

El efecto de las asimetrías del PRR en la intensidad o escalamiento de los encuentros.

El efecto de la TME, el tamaño de la quela y el nivel de audacia en la frecuencia de expresión de las conductas utilizadas durante los combates se evaluó a través deregresiones lineales múltiples (RLM) por pasos. Se realizó una RLM para cada conducta posterior al primer acercamiento de los atacantes. Las conductas ejecutadas se reportan en unidades de frecuencia por unidad de tiempo (número de eventos / hora). Los análisis se realizaron utilizando el software estadístico R i386 3.1.2.

Resultados

Tasa metabólica estándar (TME).

El peso promedio de los cangrejos fue de 0.44 g (± 0.02 EE; $n=70$). El tamaño promedio de la quela izquierda de los cangrejos fue de 7.53 mm (± 0.17 EE; $n=70$). El largo de la quela se relacionó con el peso de los cangrejos de manera potencial ($Q_{\text{uela}} = 7.48\text{peso}^{0.16}$, $r^2 = 0.46$; $p < 0.001$). La tasa metabólica estándar (TME) promedio fue de $0.064 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1}$ (± 0.002 EE). La TME se relacionó con el peso de los cangrejos de manera potencial ($\text{TME} = 0.106\text{peso}^{0.62}$, $r^2 = 0.61$; $p < 0.01$). La TME estimada los días 1 y 7 tuvieron una fuerte correlación que muestra la consistencia de la TME individual en el tiempo (Briffa *et al.* 2008; Pearson; $r = 0.76$, $t = 9.61$, $gl = 68$, $p < 0.001$; Figura 1).

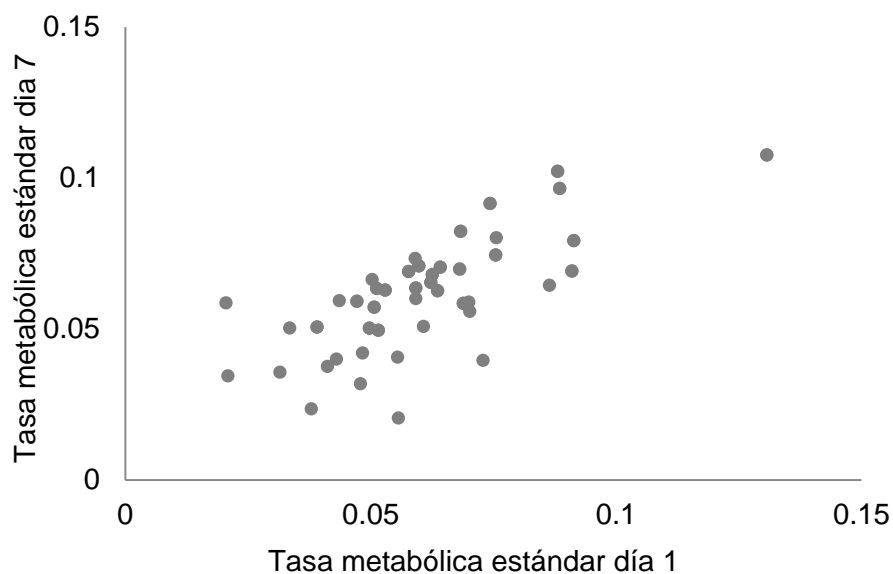


Figura 1. Correlación de la tasa metabólica estándar (mgO_2/h) de los cangrejos ermitaños medidos el día 1 y día 7 que muestra la consistencia de la respuesta metabólica entre los individuos.

Estimación del nivel de audacia.

El tiempo de uso de refugio (TR) y el peso corporal de los cangrejos no se correlacionaron ($p = 0.55$). El TR promedio fue de 92.17 s (± 10.46 EE). La correlación entre el TR del día 2 y el día 8 ($r = 0.79$, $t = 10.59$, $df = 68$, $p < 0.001$; Figura 2) muestra la consistencia de la respuesta conductual, lo que nos permite definir la audacia como un rasgo de la personalidad de los individuos (Johnson & Sih 2007; Briffa *et al.* 2008b).

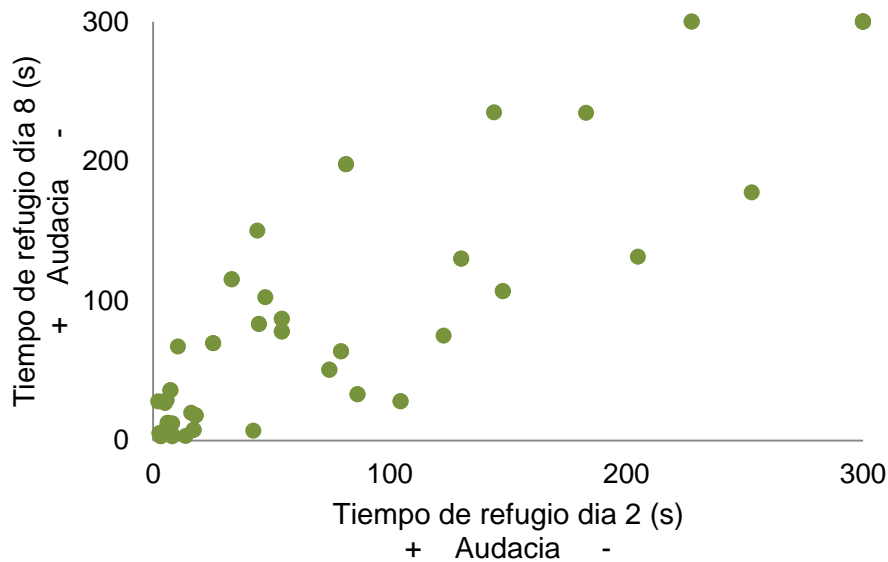


Figura 2. Correlación entre el tiempo de refugio de los cangrejos ermitaños del día 2 y del día 8 que muestra la consistencia de la respuesta conductual (audacia). Los valores bajos de tiempo de uso de refugio (TR) indican que el cangrejo tardó relativamente poco tiempo en salir de la concha, por lo que los cangrejos con valores bajos de TR son cangrejos relativamente más audaces que aquellos con valores más altos de TR.

Relación entre la tasa metabólica estándar, la audacia y el tamaño de la quela

La audacia y la TME de los cangrejos no se correlacionaron entre sí ($r = 0.12$, $t = -0.98$, $df = 68$, $p = 0.33$). El tamaño de la quela y la audacia de los cangrejos no se correlacionaron ($p = 0.16$). El tamaño de la quela y la TME de los cangrejos no se correlacionaron ($p = 0.25$).

Probabilidad de iniciar el combate

La diferencia en la TME entre los contrincantes (asimetría metabólica) determinó el inicio del combate estimado a partir del primer acercamiento. Los atacantes potenciales con mayor diferencia metabólica a favor tendieron a iniciar los combates (GLM: $z = 2.19$; $N = 35$, $p = 0.03$; $\text{Chi} = 6.68$; $p = 0.009$). La diferencia en el nivel de audacia entre los contrincantes determinó la probabilidad de iniciar el combate con el primer acercamiento (GLM: $z = 2.43$; $N = 35$, $p = 0.015$; $\text{Chi} = 10.45$; $p = 0.001$). Los atacantes potenciales con mayor diferencia del nivel de audacia a favor tendieron a iniciar el combate. La asimetría de la tasa metabólica y la asimetría del nivel de audacia entre contrincantes no interactuaron de manera conjunta en la probabilidad de que el cangrejo que porta una concha ajustada (atacante potencial) iniciara el combate. La diferencia del tamaño del quelípedo entre contrincantes no influye en la probabilidad de iniciar el combate (GLM: $z = 2.057$; $N = 35$, $p = 0.039$; $\text{Chi} = 4.97$; $p = 0.051$).

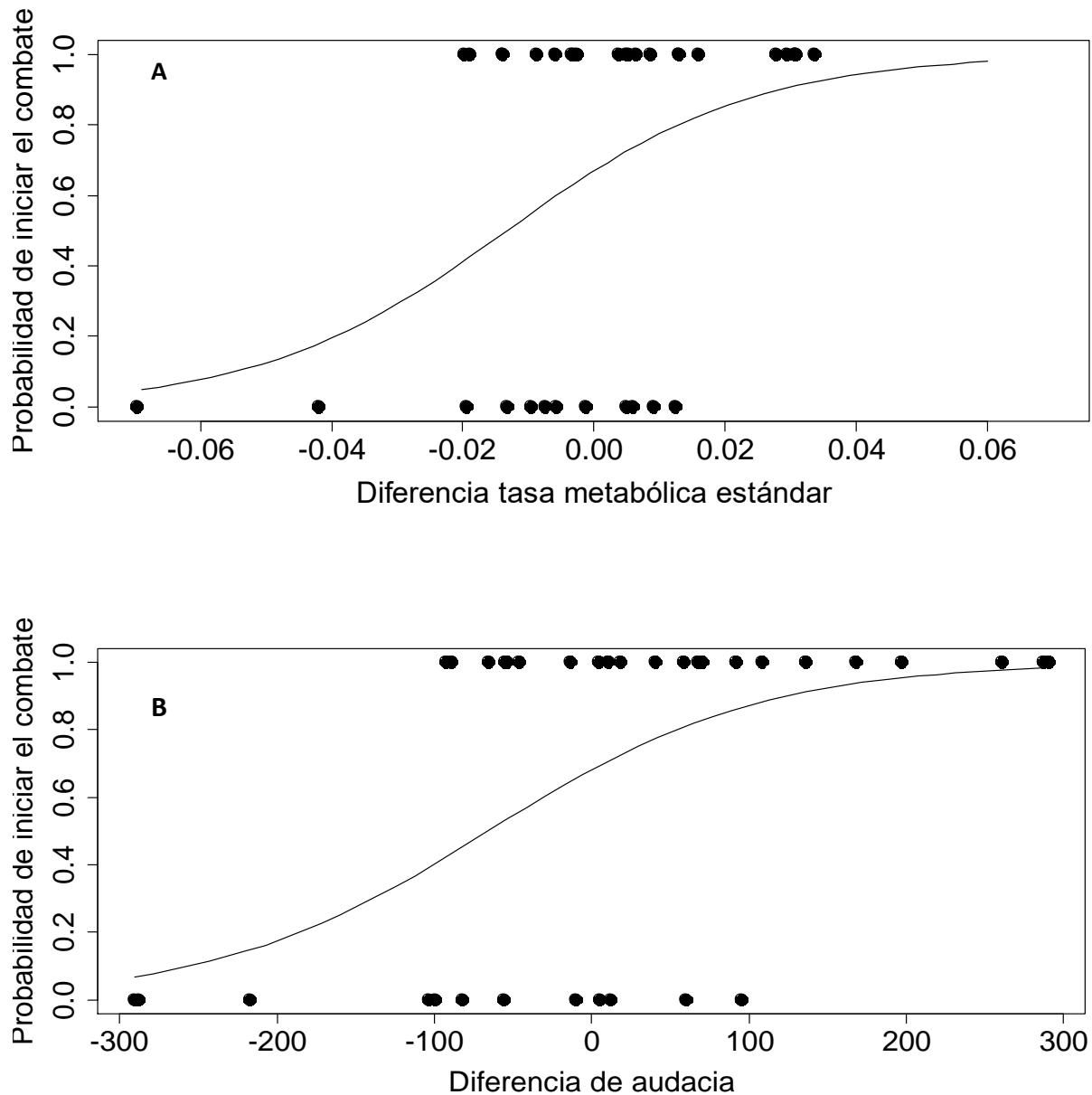


Figura 3. Regresiones logísticas que escriben la probabilidad de que el cangrejo ocupando la concha ajustada (atacante potencial) inicie el combate en función de la diferencia metabólica **(A)** y diferencia en el nivel de audacia entre contrincantes **(B)**. El 1 indica que el atacante potencial inició el combate, el 0 indica que el defensor potencial inició la interacción agonística.

Tiempo de interacción y su relación con las asimetrías

El tiempo de interacción definido como el tiempo total en el que los contrincantes ejecutaron conductas agonísticas fue en promedio de 31.56 min (\pm 2.28 EE, n=35). El tiempo de interacción incrementó con la diferencia de la tasa metabólica entre los contrincantes. Ésta relación entre el tiempo de interacción y la asimetría de la TME entre contrincantes es descrita por una regresión polinomial de segundo grado ($y = 26.88 - 543.77x$

+ 28719x²; r² = 0.304; F_(2,30) = 7.994; p = 0.001; Figura 4). El tiempo de interacción no se modificó en función de la diferencia en el nivel de audacia de los cangrejos oponentes (p = 0.084), ni en función de la diferencia en el tamaño de la quela de los contrincantes (p = 0.58).

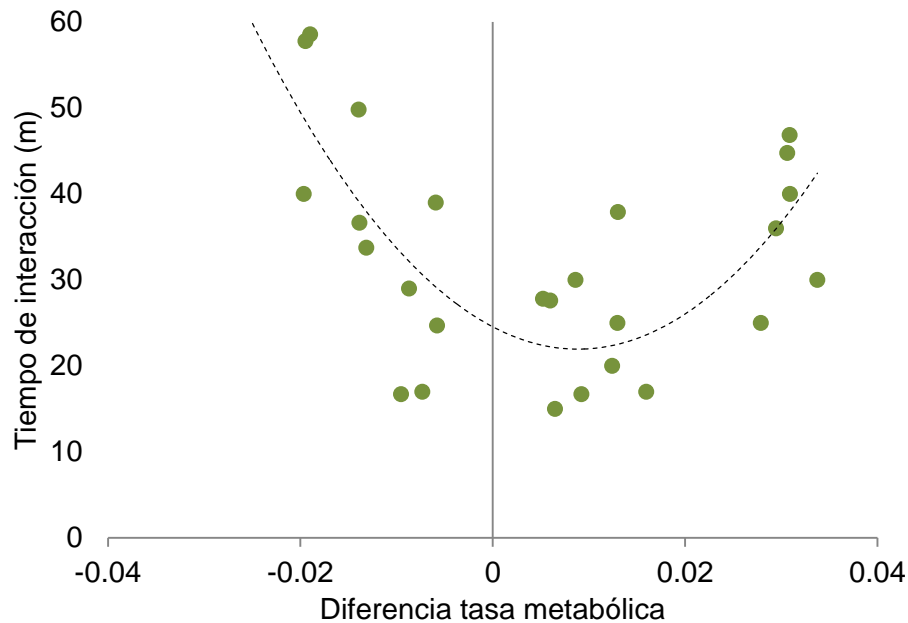


Figura 4. Relación polinomial de segundo grado del tiempo de interacción en función de la diferencia de la tasa metabólica estándar de los contrincantes.

El efecto de las asimetrías del PRR en las conductas durante los encuentros.

El efecto de las asimetrías en las conductas agonísticas se evaluó utilizando regresiones lineales múltiples (RLM) por pasos. Las asimetrías de la TME, la audacia y el tamaño del armamento (quela) entre contrincantes explican la expresión de las diferentes conductas agonísticas (eventos /tiempo de interacción) de los cangrejos en conchas ajustadas.

Tabla 1 Asimetrías de TME, de audacia y el tamaño del armamento (quela) que explican la expresión de las diferentes conductas agonísticas (eventos/tiempo de interacción) de los cangrejos que fueron asignados como atacantes potenciales. Se muestran las ecuaciones que describen la relación ente la intensidad de las diferentes conductas ejecutadas en los combates tanto en función del rasgo individual de los atacantes, así como de las asimetrías entre oponentes. Se muestran los valores estadísticos de F y p de las regresiones lineales. Los valores de F y su significancia corresponden al modelo de RLM completo.

Conductas	PRR	Ecuación	Estadístico
Despliegues	TME Δ TME	$y = 5.40 - 391.55 * TME + 165.01 * \Delta TME$	* $F_{(2,32)} = 3.80$ ($p < 0.03$)
Golpes con quela	TME Δ TME	$y = 5.83 - 348.52 * TME + 148.61 * \Delta TME$	* $F_{(2,32)} = 3.28$ ($p < 0.05$)
Exploración de concha	Quela Δ Quela	$y = 15.27 - 16.54 * Quela + 11.76 * \Delta Quela$	$F_{(2,32)} = 2.87$ ($p < 0.05$)
Inspección de apertura	Δ Quela Quela Δ TME	$y = 2.94 - 5.02 * \Delta TME - 58.64 * Quela + 2.80 * \Delta Quela$	$F_{(3,31)} = 2.61$ ($p = 0.06$)
Inserción de quelípedos			NS
Retracción			NS

La expresión de despliegues agonísticos se relacionó con la TME y Δ TME. La TME del atacante influye negativamente en la ejecución de los despliegues ($p = 0.009$). La Δ TME influye en la expresión de los despliegues de manera positiva ($p=0.03$), es decir que entre mayor es la diferencia de la TME entre contrincantes hay mayor expresión de despliegues. La ejecución de golpes con quella se relacionó con la TME y Δ TME. La TME influye de manera negativa en la ejecución de golpes con quella ($p=0.015$) de tal forma que los cangrejos atacantes con una TME mayor golpean menos con la quella al contrincantes. Sin embargo, la Δ TME influye de manera positiva en los golpes con quella ($p = 0.05$) así, entre mayor fue la diferencia de la TME entre los contrincantes, los atacantes potenciales ejecutaron más golpes con quella. La exploración de concha se relacionó de manera negativa con el tamaño de la quella (Quela) y de manera positiva con la asimetría del tamaño de la quella (Δ Quela; $p < 0.05$). El tamaño de la quella influye de manera negativa en la exploración de la concha del contrincante ($p=0.031$) por lo que los cangrejos atacantes con una quella grande exploraron menos la concha del contrincante. La Δ Quela influye en la exploración de la concha de manera positiva ($p=0.034$) lo que refleja que entre más grande sea la diferencia del tamaño de la quella entre contrincantes, la exploración del atacante potencial es mayor.

La inspección de apertura tendió a relacionarse, aunque el modelo no fue significativo ($p = 0.06$), negativamente con el tamaño de la quela ($p = 0.03$), sin embargo no se observó relación con la ΔTME ($p = 0.067$) o con la $\Delta Quela$ ($p = 0.085$). La inserción de quelípedos y la retracción del atacante no tuvieron relación con las asimetrías de la TM, la audacia y el tamaño de la quela

Discusión

El potencial de retención de recurso (PRR) ha sido definido por una serie de atributos físicos que caracterizan a los individuos, como la talla, las armas y la fuerza principalmente (Briffa & Sneddon 2007). Sin embargo, las diferencias en los rasgos de la personalidad (la variación consistente de la conducta entre individuos) y su relación con el potencial de retención del recurso han sido poco estudiadas. En este estudio, evaluamos el papel de dos factores, que habiendo argumentos claros para suponer su importancia en las interacciones agonísticas, han sido poco estudiados: la tasa metabólica y la personalidad. A través de combates simétricos por talla disminuimos el efecto del factor que por excelencia juega el papel más importante en el escalamiento y probabilidad de éxito en el combate, el peso (Sneddon *et al.* 1997; McElligot *et al.* 1998). Con esto nos fue posible evaluar el efecto de otros factores que pueden estar involucrados en el la toma de decisiones de los individuos a lo largo del escalamiento del combate; es decir, el papel del potencial metabólico y la personalidad (individuales y relativas al oponente).

De acuerdo con la hipótesis planteada, las diferencias metabólicas entre los oponentes resultaron un factor importante en el combate, desde la decisión de iniciar un enfrentamiento hasta la toma de decisiones sobre escalar conductas agonísticas. El acercamiento hacia el oponente representa la decisión de iniciar un combate. En los combates, se espera que un individuo se comprometa en el conflicto cuando tiene una probabilidad razonable de ser exitoso (Elwood & Arnott 2012). La probabilidad de iniciar un combate se relacionó con la diferencia de la tasa metabólica entre los cangrejos; es decir, la probabilidad de que el atacante potencial (cangrejo con concha ajustada) inicie el combate es mayor cuando tiene ventaja metabólica sobre su contrincante. De manera general, los atacantes potenciales con menor tasa metabólica que los defensores no inician el combate. La tasa metabólica es una condición intrínseca de los individuos que en apariencia es difícil de estimar antes de iniciar contacto físico con el oponente. Sin embargo el hecho de que los individuos sean capaces de evaluar el estado metabólico de un oponente potencial sugiere una evaluación indirecta. Es probable que *Calcinus californiensis* emita y responda a algún tipo de señalización relacionada con el potencial metabólico de los animales. Esta señalización podría estar relacionada con el color del organismo, con alguna señal química que advierta sobre el

estado metabólico, o bien con señalización mecánica previa al enfrentamiento como sucede en varias especies de crustáceos (Backwell *et al.* 2000; Morrell, Backwell & Metcalfe 2005). En *C. californiensis*, el tipo de concha ocupada determina la tasa metabólica de los animales (Alcaraz & Kruesi 2012). En particular, los cangrejos ermitaños que ocupan *Nerita scabricosta* (concha relativamente ligera) tienen mayor tasa metabólica y mayor intensidad de color (rojo) que los ermitaños que ocupan otras especies de conchas más pesadas (Alcaraz & García-Cabello, en revisión). Aunque la correlación entre la tasa metabólica y la coloración del cuerpo se ha observado para diferentes ermitaños ocupando diferentes especies de conchas, esta correlación podría también asociarse a individuos ocupando la misma especie de concha (probablemente con diferente peso). Por otro lado, aunque evaluamos los despliegues previos al inicio del enfrentamiento físico, y al parecer estas conductas no explican el inicio del enfrentamiento, el valor de estas señalizaciones pueden estar relacionadas con la intensidad de la expresión (Backwell *et al.* 2000; Lailvaux, Reaney & Backwell 2009) más que con el número de despliegues realizados. Es decir, los ermitaños pudieron haber señalado su potencial metabólico a través de una respuesta no registrada. De esta manera que antes de iniciar un combate, alguna señal relacionada con el metabolismo podría advertir a los individuos sobre su probabilidad de éxito en un enfrentamiento agonístico.

En *C. californiensis* la probabilidad de iniciar un combate no se asocia a señales relacionadas al tamaño de la quela, contrario a lo que se ha reportado en los combates de otros cangrejos ermitaños. En *Pagurus bernhardus*, el tamaño de la quela juega un papel importante en los despliegues previos al combate (Elwood *et al.* 2006; Laidre & Elwood 2008) como una señal de la calidad individual ante los oponentes (Elwood & Neil 1986; Arnott & Elwood 2007). En el cangrejo violinista, los movimientos de señalización efectuados con la quela son indicador honesto del potencial metabólico de los individuos por el costo de mover la quela durante la señalización (Doake, Scantlebury & Elwood 2010). Es probable que si bien en *C. californiensis* el tamaño de la quela no sea importante en la decisión de iniciar o no un combate, la señalización conductual con este armamento podría estar relacionada con el potencial metabólico de los individuos, lo que podría explicar la tendencia de los animales a iniciar combates únicamente cuando la diferencia metabólica favorece a los atacantes.

La hipótesis de este trabajo propone que la audacia (tendencia a tomar riesgos) puede ser un rasgo conductual ligado a la propensión de los individuos a iniciar, escalar y persistir en el combate. De acuerdo con la hipótesis, la audacia de los individuos jugó un papel importante en la decisión de iniciar un combate. En particular, la probabilidad de acercarse al oponente se relacionó con las diferencias de audacia entre los oponentes, donde los cangrejos atacantes más audaces iniciaron la interacción. La audacia se define en

específico como la tendencia a tomar riesgos ante situaciones nuevas (Réale *et al.* 2007). Sin embargo, la audacia no es el único rasgo conductual que los individuos presentan en la naturaleza y este carácter conductual puede covariar con otros caracteres de la personalidad como la agresividad (Sih *et al.* 2004), definida a partir de un contexto social en la que los animales presentan conductas agonísticas hacia un conoespecífico (Réale *et al.* 2007; Réale & Dingemanse 2012). Un ejemplo de esto se observa en la correlación que existe entre la audacia y la conducta de exploración en invertebrados terrestres como los grillos *Acheta domesticus* (Wilson *et al.* 2009). La correlación entre la audacia y la conducta de exploración resulta en que los organismos audaces exploren más y tengan mayor probabilidad de obtener un nuevo recurso (Watanabe *et al.* 2012). La relación entre la audacia y la toma de decisiones durante el combate es evidente en el cangrejo violinista (*Uca mjoebergi*) donde los individuos consistentemente más audaces son los que tienden a iniciar los combates (Reaney & Backwell 2007), otro ejemplo es *Kryptolebias marmoratus*, donde los individuos más agresivos son también los más audaces y los que exploran más (Rudin & Briffa 2012). De igual manera existe relación entre otros rasgos de la personalidad como en el cangrejo ermitaño *P. bernhardus*, donde la exploración se relaciona con la agresividad (Mowles, Cotton & Briffa 2012; Courteney-Jones & Briffa 2014). Elwood (1995) ha reportado en experimentos con *P. bernhardus* la relación significativa que existe entre el acercamiento a una nueva concha y el tiempo de uso de refugio, en este caso nuestro indicador de audacia. La audacia en *C. californiensis* resultó un carácter que influye en la decisión de acercarse a un contrincante para la obtención de una concha nueva, incluso previo a una evaluación del PRR del contrincante.

Los rasgos de personalidad de los animales pueden covariar también con caracteres fisiológicos propios de los individuos, como la tasa metabólica (TM) (Careau *et al.* 2008). La hipótesis de este estudio suponía una relación entre la TME y la audacia. Sin embargo, el metabolismo y la audacia de los individuos no mostraron correlación. Tanto la audacia como la tasa metabólica son rasgos que podrían estar asociados a la toma de riesgos y a la tendencia exploratoria (Réale *et al.* 2007; Huntingford *et al.* 2010; Killen, Marras & McKenzie 2011). En el cangrejo ermitaño *C. californiensis* la tasa metabólica y la audacia no se correlacionan; sin embargo, ambos influyen en la decisión de iniciar un combate. Es decir, estos rasgos o caracteres juegan un papel importante, pero independiente tanto en el inicio, como en el desarrollo de un combate.

Aunque la dimensión de la quela no juega un papel importante en la decisión de iniciar un combate (como señal de advertencia), el tamaño de esta estructura sí tuvo un papel importante en conductas agonísticas posteriores durante la interacción física directa entre los oponentes. Las conductas de exploración de la concha y la exploración de la apertura implican que el cangrejo realice la manipulación de la concha del oponente, de tal forma que

la función de la quela de *C. californiensis*, siendo la quela un órgano multifuncional en los crustáceos (Lee 1995), puede estar relacionada solamente con la manipulación de objetos y además de los encuentros agonísticos relacionarse con otras actividades como la alimentación (Benvenuto, Sartoni & Gherardi 2003) y la reproducción (Crane 1943; Yasuda, Suzuki & Wada 2011).

El tiempo de interacción en los combates depende en gran medida de las asimetrías del potencial de retención del recurso (PRR) entre los oponentes (Taylor *et al.* 2003). Se ha reportado que los combates entre oponentes de tamaño similar fueron más largos y más agresivos que aquellos en los que la diferencia de tamaño era más grande (Huntingford *et al.* 1995). Así pues, nuestros resultados mostraron que el tiempo de interacción entre cangrejos depende de la asimetría metabólica entre los oponentes. En particular, en *C. californiensis* los mayores tiempos de interacción se presentaron cuando las diferencias metabólicas entre contrincantes fueron mayores, favoreciendo a los defensores potenciales o bien a los atacantes potenciales. Es decir las parejas de cangrejos con asimetrías relativamente bajas en su tasa metabólica combatieron durante periodos reducidos. De acuerdo al modelo de “guerra de desgaste energético” (E-WOA por sus siglas en inglés; Maynard Smith 1974) el tiempo dedicado al encuentro agonístico incrementa los costos de la interacción, donde la duración del encuentro depende en gran medida del umbral máximo de actividad del contrincante con menor potencial de retención de recurso (Payne & Pagel 1996). Algunos autores explican que cuando la asimetría es baja entre contrincantes, el desgaste energético en el combate es mayor ya que el tiempo invertido en el combate se incrementa considerando así que los costos energéticos son equivalentes al tiempo (Huntingford *et al.* 1995; Thorpe, Taylor & Huntingford 1995; Briffa & Sneddon 2010). La literatura reporta que los tiempos necesarios para la resolución de los combates disminuyen con las diferencias en las asimetrías en el PRR, siendo que cuando las asimetrías son limitadas, los encuentros pueden prolongarse por mucho tiempo, y con ellos implicar altos costos. En *C. californiensis*, contrario a lo que sucede en otras especies de ermitaños (e.g. *P. bernhardus*), la frecuencia de encuentros agonísticos que resultan un intercambio de conchas (atacante como ganador del encuentro) son muy poco frecuentes. En este caso, la similitud en la tasa metabólica de los oponentes predice encuentros que podrían requerir mucho tiempo para alcanzar una resolución exitosa para el atacante, lo cual implicaría altos costos en términos de tiempo y desgaste energético; así como baja probabilidad de resultar exitoso y lograr despojar al defensor de su concha. Esto podría explicar porque las parejas de nuestros cangrejos experimentales con asimetrías metabólicas similares combaten por periodos cortos. Es decir, cuando los combates son muy parejos la duración del combate puede ser muy prolongada y costosa, así es probable que los ermitaños reduzcan su tiempo de interacción para no pagar los costos en una interacción agonística en la cual tienen poca probabilidad de ganar. En contraste, el tiempo de interacción en las parejas con asimetrías

del PRR elevadas puede explicarse por la mayor probabilidad del individuo con el sesgo a favor de resultar exitoso en la interacción.

Dado que los combates suelen ser costosos en el consumo de energía y en la inversión de tiempo (Kelly & Godin 2001; Briffa & Elwood 2005) la información que los individuos reciben de sus oponentes o la que proporcionan de manera previa al combate, debería dar señales que influyen en la decisión y elección de la estrategia menos costosa (Parker 1974; Maynard Smith & Parker 1976; Parker & Rubenstein 1981b). Así el desarrollo del combate depende de la capacidad dada por el umbral máximo y las conductas asociadas al PRR que reflejan ante el contrincante una mayor probabilidad de ganar. De ésta manera, si la señalización es honesta como se ha reportado en *Pagurus bernhardus*, las conductas de despliegue tienen la función de indicar la capacidad de resistencia en este caso dado por los niveles de estamina (Briffa, Mowles & Williams 2008), así como la calidad individual (Evans 1993; Clarke & Johnston 1999). De manera contrastante con nuestros resultados, se observó una relación negativa entre los despliegues de los atacantes y su propia TME, lo que sugiere que *C. californiensis* ejecuta señales deshonestas para fingir una habilidad de combate mayor y quizá así evitar comprometerse en el combate. Esto coincide con algunos ejemplos en los que los animales se benefician de exagerar o alardear sobre su propio potencial de retención del recurso para combatir. Por ejemplo, los estomatópodos que producen despliegues amenazadores falsos ante el oponente (Adams & Caldwell 1990) o en el caso del cangrejo violinista (*Uca annulipes*) que alardea sobre su habilidad de combate con una quela más ligera (Backwell *et al.* 2000). Los despliegues de amenaza, incluso siendo señales de alarde, involucran mecanismos que incurren en menos costos que los que involucra un combate directo. El movimiento de las quelas de los cangrejos ermitaños implica movimientos relativamente breves que pueden no incurrir en costos energéticos significativos (Elwood *et al.* 2006) de tal forma que estos despliegues a pesar de ser señales deshonestas, implican menor costo que el compromiso del escalar en el combate.

Las asimetrías en el reino animal son rasgos importantes que influyen en el desempeño de los animales en la competencia por recursos. Los resultados en la literatura sobre asimetrías en el combate se vuelven más evidentes con el tamaño corporal ya que éste carácter muestra de inicio una clara desventaja entre oponentes y basta para la decisión de la estrategia a seguir para el éxito de encuentro. Sin embargo, nuestros cangrejos *C. californiensis* fueron pareados por talla, lo cual nos permitió explorar características intrínsecas que no son evidentes pero que juegan un papel importante en el PRR de los animales. Al eliminar la talla, fueron el metabolismo y la audacia las características que intervinieron en las diferentes fases de los encuentros agonísticos. Contrario a lo esperado, el tamaño de la quela resultó ser una característica que si bien no se relacionó con el metabolismo, intervino como una señal de alarde en los cangrejos y quizá de esta forma

evitar los costos de un combate que no podrían cubrir. Así entonces el metabolismo, la audacia y el tamaño de la quela son caracteres intrínsecos que determinan el PRR de *C. californiensis*. Los resultados de esta tesis proponen que el PRR es una característica que no es estática y constante, sino que cambia entre combates y entre individuos y que depende del balance que los animales realizan entre una característica y otra durante el desarrollo del combate. Considerando lo anterior, en ocasiones puede ser la personalidad la que intervenga en la toma de decisiones de la estrategia o por otro lado puede ser la capacidad metabólica. Lo que deja preguntas sobre como los animales tienen autoconocimiento de sus propias habilidades competitivas y las modulan a lo largo del desarrollo de un combate, aún cuando no han evaluado las habilidades relativas del contrincante. De igual manera nos preguntamos ahora que tan flexibles son los caracteres que componen el PRR de los animales.

Referencias

- Adams, E.S. & Caldwell, R.L. (1990) Deceptive communication in asymmetric fights of the stomatopod crustacean *Gonodactylus bredini*. *Animal Behaviour*, **39**, 706–716.
- Alcaraz, G. & Kruesi, K. (2012) Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **412**, 20–26.
- Arce, E. & Alcaraz, G. (2011) Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina*, **75**, 121–128.
- Arce, E. & Alcaraz, G. (2012) Shell preference in a hermit crab: Comparison between a matrix of paired comparisons and a multiple-alternative experiment. *Marine Biology*, **159**, 853–862.
- Arnott, G. & Elwood, R.W. (2007) Fighting for shells: how private information about resource value changes hermit crab pre-fight displays and escalated fight behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 3011–3017.
- Backwell, P.R., Christy, J.H., Telford, S.R., Jennions, M.D. & Passmore, N.I. (2000) Dishonest signalling in a fiddler crab. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **267**, 719–24.
- Barlow, G.W., Rogers, W. & Fraley, N. (1986) Do Midas Cichlids Win through Prowess or Daring? It Depends. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 1–8.
- Bell, A.M., Hankison, S.J. & Laskowski, K.L. (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **77**, 771–783.
- Benvenuto, C., Sartoni, G. & Gherardi, F. (2003) Foraging behaviour of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **83**, 457–461.
- Bertness, M.D. (1980) Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **48**, 1–16.
- 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.
- Biro, P.A. & Stamps, J.A. (2010) Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 653–659.
- Briffa, M. & Elwood, R.W. (2001) Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, **62**, 505–510.
- Briffa, M. & Elwood, R.W. (2005) Rapid change in energy status in fighting animals: Causes and effects of strategic decisions. *Animal Behaviour*, **70**, 119–124.
- Briffa, M. & Greenaway, J. (2011) High in situ repeatability of behaviour indicates animal personality in the beadlet anemone *actinia equina* (Cnidaria). *PLoS ONE*, **6**.
- Briffa, M., Mowles, S.L. & Williams, N. (2008a) Quick guides Hermit crabs. *Current biology*, **18**, 144–146.
- Briffa, M., Rundle, S.D. & Fryer, A. (2008b) Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **275**, 1305–11.
- Briffa, M. & Sneddon, L.U. (2007) Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, **21**, 627–637.
- Briffa, M. & Sneddon, L.U. (2010) *Contest Behavior. Evolutionary Behavioral Ecology* (eds CW Wesneat and CW Fox). Oxford University Press, New York.

- Brown, J., Ross, B., McCauley, S., Dance, S., Taylor, A. & Huntingford, F. (2003) Resting metabolic rate and social status in juvenile giant freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. , **6244**, 37–41.
- Caldwell, R.L. (1987) Assessment strategies in stomatopods. *Bulletin of Marine Science*, **41**, 135–150.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M.M. & Réale, D. (2008) Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, **117**, 641–653.
- Cech, J.J.J. & Brauner, C.J. (2011) *Techniques in Whole Animal Respiratory Physiology*. Elsevier Inc.
- Chang, E.S. & Mykles, D.L. (2011) Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives. *General and Comparative Endocrinology*, **172**, 323–330.
- Chappell, M. a, Bailey, N.W., Redak, R. a, Antolin, M. & Zuk, M. (2009) Metabolic similarity despite striking behavioral divergence: aerobic performance in low- and high-density forms of the Mormon cricket. *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, **82**, 405–418.
- Clarke, A. & Johnston, N.M. (1999) Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 893–905.
- Courtene-Jones, W. & Briffa, M. (2014) Boldness and asymmetric contests: role- and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. *Behavioral Ecology*, **25**, 1073–1082.
- Crane, J. (1943) Display, breeding, and relationships of fiddler crabs (*Brachyura*, genus *Uca* in the northeastern United States). *Zoologica*, **28**, 217–223.
- Dingemanse, N.J. & de Goede, P. (2004) The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*, **15**, 1023–1030.
- Dingemanse, N. & Réale, D. (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour*, **142**, 1159–1184.
- Doake, S., Scantlebury, M. & Elwood, R.W. (2010) The costs of bearing arms and armour in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, **80**, 637–642.
- Dowds, B.M. & Elwood, R.W. (1985) Shell wars II: the influence of relative size on decisions made during hermit crab shell fights. *Animal Behaviour*, **33**, 649–656.
- Elwood, R.W. (1995) Motivational change during resource assessment by hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **193**, 41–55.
- Elwood, R.W. & Arnott, G. (2012) Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. *Animal Behaviour*, **84**, 1095–1102.
- Elwood, R.W. & Dowds, B.M. (1983) Shell Wars: Assessment Strategies and the Timing of Decisions in Hermit Crab Shell Fights. *Behaviour*, **85**, 1–24.
- Elwood, R. & Neil, S. (1986) Asymmetric contests involving two resources. *Journal of Theoretical Biology*, **120**, 237–249.
- Elwood, R.W. & Neil, S.J. (1992) *Assessments and Decisions, a Study of Information Gathering by Hermit Crabs*. Chapman & Hall, London, England.
- Elwood, R.W., Pothanikat, R.M.E. & Briffa, M. (2006) Honest and dishonest displays, motivational state and subsequent decisions in hermit crab shell fights. *Animal Behaviour*, **72**, 853–859.
- Enquist, M. & Leimar, O. (1983) Evolution of fighting behaviour: Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, **102**, 387–410.
- Enquist, M., Plane, E. & Röed, J. (1985) Aggressive communication in fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food. *Animal Behaviour*, **33**, 1007–1020.
- Evans, M.R. (1993) Fluctuating Asymmetry and Long Tails: The Mechanical Effects of Asymmetry may Act to Enforce Honest Advertisement. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **253**, 205–209.

- Fry, F.E.J. (1947) *Effects of the Environment on Animal Activity*.
- Gosling, S.D. (2001) From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological bulletin*, **127**, 45–86.
- Groves, T.D.D., Higgs, D.A., Hyatt, K.I.M.D., Brett, J.R., Fagerlund, U.L.F.H.M., Peter, R.E. & Sargent, J.R. (1979) *Fish Physiology Vol. III* (ed JR Brett). Academic Press, Inc., London.
- Hack, M.A. (1997) The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behavioral Ecology*, **8**, 28–36.
- Hammond, K.A., Chappell, M.A., Cardullo, R.A., Lin, R. & Johnsen, T.S. (2000) The mechanistic basis of aerobic performance variation in red junglefowl. *The Journal of experimental biology*, **203**, 2053–2064.
- Hazlett, B.A. (1966) *Social Behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao*. Natuurwetenschappelijke studiekering voor Suriname en de Nederlandse Antillen, Amsterdam.
- Hazlett, B.A. (1981) The Behavioral Ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 1–22.
- Hulbert, A.J. & Else, P.L. (2004) Basal metabolic rate: history, composition, regulation, and usefulness. *Physiological and Biochemical Zoology*, **77**, 869–876.
- Huntingford, F.A., Andrew, G., Mackenzie, S., Morera, D., Coyle, S.M., Pilarczyk, M. & Kadri, S. (2010) Coping strategies in a strongly schooling fish, the common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of fish biology*, **76**, 1576–91.
- Huntingford, F., Taylor, A., Smith, I. & Thorpe, K. (1995) Behavioural and physiological studies of aggression in swimming crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **193**, 21–39.
- Huntingford, F.A. & Turner, A.K. (2013) *Animal Conflict*. Chapman & Hall, London.
- Johnson, J.C. & Sih, A. (2007) Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton*. *Animal Behaviour*, **74**, 1131–1138.
- Kelly, C. & Godin, J.-G. (2001) Predation risk reduces male-male sexual competition in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 95–100.
- Killen, S.S., Marras, S. & McKenzie, D.J. (2011) Fuel, fasting, fear: Routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 1024–1033.
- Killen, S.S., Marras, S., Steffensen, J.F. & McKenzie, D.J. (2012) Aerobic capacity influences the spatial position of individuals within fish schools. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 357–64.
- Krasnov, B.R., Khokhlova, I.S., Burdelov, S.A. & Fielden, L.J. Metabolic rate and jump performance in seven species of desert fleas. *Journal of insect physiology*, **50**, 149–56.
- Laidre, M. & Elwood, R. (2008) Motivation matters: cheliped extension displays in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*, are honest signals of hunger. *Animal Behaviour*, **75**, 2041–2047.
- Lailvaux, S.P., Reaney, L.T. & Backwell, P.R.Y. (2009) Dishonest signalling of fighting ability and multiple performance traits in the fiddler crab *Uca mjoebergi*. *Functional Ecology*, **23**, 359–366.
- Lee, S.Y. (1995) Cheliped size and structure: the evolution of a multi-functional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **193**, 161–176.
- Ligon, J.D., Thornhill, R., Zuk, M. & Johnson, K. (1990) Male-male competition, ornamentation and the role of testosterone in sexual selection in red jungle fowl. *Animal Behaviour*, **40**, 367–373.
- Marden, J.H. & Waage, J.K. (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, **39**, 954–959.

- Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 209–221.
- Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*, 1st ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, **24**, 159–175.
- McElligot, A.G., Mattiangeli, V., Mattiello, S., Verga, M., Reynolds, C.A. & Hayden, T.. (1998) Fighting tactics of fallows bucks deer (*Dama dama*, Cervidae) : Reducing the Risks of Serious Conflict. *Ethology*, 789–803.
- McElligott, A., Mattiangeli, V., Mattiello, S., Verga, M., Reynolds, C. & Hayden, T.J. (1998) Fighting tactics of fallow buckes (*Dama dama*, Cervidae): reducitn the risks of serious conflicts. *Ethology*, **104**, 789–803.
- McNab, B.K. (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell University Press.
- Meireles, A.L., Biagi, R. & Mantelatto, F.L. (2008) Influence of prior experience on shell selection by the white spotwrist hermit crab *Pagurus criniticornis* (Crustacea: Paguridae). *Hydrobiologia*, **605**, 259–263.
- Morrell, L.J., Backwell, P.R.Y. & Metcalfe, N.B. (2005) Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: what determines duration? *Animal Behaviour*, **70**, 653–662.
- Mowles, S.L., Briffa, M., Cotton, P.A. & Spicer, J.I. (2008) The role of circulating metal ions during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ethology*, **114**, 1014–1022.
- Mowles, S.L., Cotton, P. a. & Briffa, M. (2009) Aerobic capacity influences giving-up decisions in fighting hermit crabs: does stamina constrain contests? *Animal Behaviour*, **78**, 735–740.
- Mowles, S.L., Cotton, P.A. & Briffa, M. (2012) Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **66**, 1087–1094.
- Nespolo, R.F. & Franco, M. (2007) Whole-animal metabolic rate is a repeatable trait: a meta-analysis. *The Journal of experimental biology*, **210**, 2000–2005.
- Osorno, J.-L., Fernández-Casillas, L. & Rodríguez-Juárez, C. (1998) Are hermit crabs looking for light and large shells?: evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **222**, 163–173.
- Parker, G.A. (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical biology*, **47**, 223–243.
- Parker, G.A. & Rubenstein, D.I. (1981a) Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*, **29**, 221–240.
- Parker, G.A. & Rubenstein, D.I. (1981b) Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*, **29**, 221–240.
- Payne, R.J.H. & Pagel, M. (1996) Escalation and time costs in displays of endurance. *Journal of Theoretical Biology*, **183**, 185–193.
- Payne, R.J.H. & Pagel, M. (1997) Why do animals repeat displays? *Animal Behaviour*, **54**, 109–119.
- Piersma, T. (2002) Energetic bottlenecks and other design constraints in avian annual cycles. *Integrative and comparative biology*, **42**, 51–67.
- Pörtner, H.O. (2002) Environmental and functional limits to muscular exercise and body size in marine invertebrate athletes. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, **133**, 303–321.
- Réale, D. & Dingemans, N.J. (2012) *Animal Personality*. eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.,

- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **82**, 291–318.
- Reaney, L.T. & Backwell, P.R.Y. (2007) Risk-taking behavior predicts aggression and mating success in a fiddler crab. *Behavioral Ecology*, **18**, 521–525.
- Reese, E.S. (1969) Behavioral Adaptations of Intertidal Hermit Grabs. *American Zoologist*, **9**, 343–355.
- Rosenfeld, J., Van Leeuwen, T., Richards, J. & Allen, D. (2015) Relationship between growth and standard metabolic rate: measurement artefacts and implications for habitat use and life-history adaptation in salmonids. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 4–20.
- Rudin, F.S. & Briffa, M. (2012) Is boldness a resource-holding potential trait? Fighting prowess and changes in startle response in the sea anemone, *Actinia equina*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **279**, 1904–10.
- Schmidt-Nielsen K. (1990) *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schroeder, L. & Huber, R. (2001) Fight Strategies Differ With Size and Allometric Growth of Claws in Crayfish, *Orconectes Rusticus*. *Behaviour*, **138**, 1437–1449.
- Scully, E.P. (1979) The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **37**, 139–152.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C. & Ziemba, R.E. (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly review of biology*, **79**, 241–77.
- Sneddon, L.U., Huntingford, F.A. & Taylor, A.C. (1997) Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 237–242.
- Stamps, J.A. (2007) Growth-mortality tradeoffs and ?personality traits? in animals. *Ecology Letters*, **10**, 355–363.
- Stamps, J.A., Briffa, M. & Biro, P.A. (2012) Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, **83**, 1325–1334.
- Taylor, P.W., Taylor, P.W., Elwood, R.W. & Elwood, R.W. (2003) The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour*, **65**, 1195.
- Thorpe, K.E., Taylor, a. C. & Huntingford, F. a. (1995) How costly is fighting? Physiological effects of sustained exercise and fighting in swimming crabs, *Necora puber* (L.) (Brachyura, Portunidae). *Animal Behaviour*, **50**, 1657–1666.
- Tricarico, E., Benvenuto, C., Bucciatti, A. & Gherardi, F. (2008) Morphological traits determine the winner of “symmetric” fights in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **354**, 150–159.
- Turra, A., Pedini, F. & Leite, P. (2001) Shell Utilization Patterns of a Tropical Rocky Intertidal Hermit Crab Assemblage : I. The Case of Grande Beach. , **21**, 393–406.
- Vye, C., Cobb, J.S., Bradley, T., Gabbay, J., Genizi, A. & Karplus, I. (1997) Predicting the winning or losing of symmetrical contests in the American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **217**, 19–29.
- Watanabe, N.M., Stahlman, W.D., Blaisdell, A.P., Garlick, D., Fast, C.D. & Blumstein, D.T. (2012) Quantifying personality in the terrestrial hermit crab: Different measures, different inferences. *Behavioural Processes*, **91**, 133–140.

- Wilson, A.D.M., Whattam, E.M., Bennett, R., Visanuvimol, L., Lauzon, C. & Bertram, S.M. (2009) Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 703–715.
- Yasuda, C., Suzuki, Y. & Wada, S. (2011) Function of the major cheliped in male-male competition in the hermit crab *Pagurus nigrofascia*. *Marine Biology*, **158**, 2327–2334.
- Yasuda, C., Takeshita, F. & Wada, S. (2012) Assessment strategy in male-male contests of the hermit crab *Pagurus middendorffii*. *Animal Behaviour*, **84**, 385–390.