



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

Atributos funcionales, conductuales y asociados a la arquitectura de la concha en la dinámica y resolución del combate en el cangrejo ermitaño  
*Calcinus californiensis*

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**M. EN C. LUIS MIGUEL BURCIAGA CIFUENTES**

**TUTORA:**

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

**COMITÉ TUTOR:**

DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI  
(UMDI-SISAL, UNAM)  
DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN  
(USA-PUERTO MORELOS, UNAM)  
DR. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ  
(UMDI-SISAL, UNAM)  
DR. JAVIER ALCOCER DURAND  
(FES-IZTACALA, UNAM)

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., JUNIO 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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

Introducción general .....	1
Referencias .....	6
Capítulo I. Influencia de caracteres aparentes y discretos en la resolución de combates en cangrejos ermitaño .....	9
Introducción .....	9
Método .....	11
Obtención de organismos.....	11
Combates.....	11
Determinación del metabolismo .....	12
Estimación de la fuerza muscular .....	13
Estimación de la personalidad (audacia).....	14
Estadística .....	15
Resultados .....	16
discusión.....	19
Referencias .....	23
Capítulo II. Mismo recurso, diferentes beneficios: la estructura de la concha del cangrejo ermitaño beneficia a los propietarios, pero no a los intrusos en las interacciones agonísticas .....	26
Introducción .....	26
Método .....	28
Obtención de organismos.....	28
Experimento de preferencia .....	29
Combates.....	31
Estadística .....	33
Resultados .....	35
Experimento de preferencia .....	35
Combates.....	36
discusión.....	40
Referencias .....	47
Capítulo III. Efecto en la fisiología y conducta de los ermitaños al despojarlos de su concha .....	50
Introducción .....	50
Método .....	55
Obtención de organismos.....	55
Grupos experimentales.....	55
Medición del consumo de oxígeno y tiempo de uso de refugio.....	57
Estadística .....	58
Resultados .....	59
Discusión.....	63
Referencias .....	68
Discusión general y conclusiones.....	72
Referencias .....	80

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La competencia por los recursos es una interacción biológica que ocurre entre dos o más individuos que comparten los mismos requerimientos biológicos (Hammerstein, 1981). Las diferencias interindividuales en la habilidad de combatir sesgan los beneficios y los costos entre los combatientes. Los beneficios varían dependiendo de las características de los recursos en términos de valor intrínseco, abundancia, distribución espacial y nivel de controlabilidad. Mientras que sus costos varían en función de las características del enfrentamiento entre los contendientes; dependiendo del tipo de enfrentamiento, los combates pueden llevar al agotamiento energético, exposición a la depredación, prohibición en el uso de recursos o aumentar el riesgo de lesión física o muerte (Taylor & Elwood, 2003).

La obtención de recursos a través del enfrentamiento físico representa una de las conductas más costosas en la vida animal. La evolución ha favorecido que los individuos evalúen sistemáticamente los beneficios que pueden obtener del recurso en disputa, así como su probabilidad de éxito en el enfrentamiento (Taylor & Elwood, 2003). Los oponentes comúnmente difieren en su posibilidad de éxito en el combate. La asimetría en la probabilidad de éxito depende de dos aspectos principalmente: del valor que cada oponente otorga al recurso en disputa (que a su vez determina su motivación a combatir) y de su habilidad de combate (también llamado Potencial de Retención de Recursos).

Las diferencias de los individuos en habilidad de combate dependen de dos factores principalmente, su tamaño corporal (Dingle & Caldwell, 1969) y el desarrollo de sus armamentos (L. U. Sneddon *et al.*, 1997, 2000); y en menor grado, o posiblemente solo menos estudiado, el estado fisiológico de los oponentes (Kemp, 2000). Sin embargo, son el tamaño corporal y el del

armamento los estimadores por más confiables de la habilidad de combate en la mayoría de los animales, y por lo tanto los predictores por excelencia del resultado del enfrenamiento (Parker, 1974; Maynard Smith & Parker, 1976). Así, la teoría señala que la ventaja en los combates se sesgará hacia los animales de mayor talla y con armamentos más desarrollados (Dingle & Caldwell, 1969; Gherardi, 2006).

El tamaño corporal y del armamento permiten que los contrincantes puedan evaluar sus probabilidades de éxito; es decir, antes de iniciar la contienda, los oponentes pueden evaluar su habilidad de combate respecto a la de su oponente. Estas asimetrías se pueden hacer evidentes, por ejemplo, a través del tamaño del cuerpo y del arma, de la frecuencia de despliegues sonoros (canto), de vibraciones emitidas por los contrincantes, entre otros (Hardy & Briffa, 2013). Muchas especies han desarrollado rituales sofisticados que les permiten evaluar su probabilidad de éxito a través de un comportamiento de exhibición sin contacto físico y con bajos costos energéticos (Kokko *et al.*, 2006). La evaluación entre oponentes, previa al contacto físico, permite a los contendientes identificar asimetrías de rasgos conspicuos o señales que se relacionan fuertemente con su habilidad de combatir. Estas asimetrías proporcionar a los oponentes información valiosa para decidir si participar o no en el encuentro (Parker, 1974; Emlen, 2014).

Mientras que características, como la talla corporal, son evidentes, incluso antes de iniciar un combate, algunas de las cualidades de los oponentes pueden evaluarse únicamente cuando el enfrentamiento ha dado comienzo. Una vez iniciadas las interacciones agonísticas, los oponentes reciben gradualmente más información sobre su condición o habilidad potencial de combatir respecto a su oponente; mientras tanto, ellos, irremediamente, hacen evidente su capacidad ante el competidor (Robert W. Elwood *et al.*, 2006). En contraste con los rasgos aparentes de la

habilidad de combate, las cualidades discretas (no evidentes) como el estado fisiológico, las cualidades metabólicas, la fuerza muscular y la personalidad, se hacen evidentes a medida que los niveles de actividad física aumentan en intensidad y demanda energética (Marden & Rollins, 1994; Kemp, 2000; Arnott & Elwood, 2009). Los combatientes pueden minimizar los costos energéticos y riesgos del combate evaluándose a sí mismos y la condición de su oponente mientras escalan hacia la expresión de demostraciones de comportamiento más intensas y energéticamente exigentes. El escalamiento a conductas cada vez más agresivas y costosas permite a los individuos evaluar su probabilidad de éxito en diferentes fases del enfrentamiento, lo que les permite decidir en cada paso persistir o retirarse del combate (Jackson & Elwood, 1989). Así, los perdedores potenciales terminarán el combate cuando perciban su menor probabilidad de éxito con relación a su oponente o alcancen el umbral de energía que están dispuestos invertir en el enfrentamiento (Taylor & Elwood, 2003).

Por otro lado, el recurso por el que combaten los individuos es un factor que sesga la probabilidad del éxito de combate entre los oponentes. En muchas interacciones agonísticas la probabilidad de éxito depende de si se trata del poseedor del recurso o un atacante que pretende obtenerlo. Aun en el caso de que la habilidad de los combatientes sea similar, las diferencias en los costos de adecuación, el nivel de conocimiento del recurso, la historia previa, entre otros factores favorece a uno u a otro oponente (Leimar & Enquist, 1984; Enquist & Leimar, 1987). Por lo general, el recurso favorece al poseedor, y esta ventaja en muchas ocasiones se asocia directamente a la calidad del recurso y a los beneficios que ha proporcionado al poseedor (Parker, 1974). En términos de motivación es común que los residentes tengan mayor probabilidad de ganar por dar un mayor valor al recurso en disputa debido a que previamente han invertido tiempo y energía en mantenerlo (Krebs, 1982; Johnsson & Forser, 2002).

Kokko *et al.*, (2006) sugieren tres grandes escenarios en los efectos agonísticos correlacionados con los recursos; primero, cuando los oponentes tienen una habilidad de combate similar y es el recurso *per se* el que sesga la probabilidad de éxito (*e. g.*, Rosenberg & Enquist, 1991; Petersen & Hardy, 1996); segundo, cuando los individuos con mayor habilidad de combate tienden a obtener y poseer los recursos de mayor calidad como resultado de sus cualidades, y por lo tanto tienden a sumarse como poseedores (*e. g.*, Lindström, 1992; Pratt *et al.*, 2003; Pryke & Andersson, 2003); tercero, cuando la pertenencia confiere una mayor habilidad de combate, como es el caso de las mariposas residentes, que tienen una mayor temperatura corporal (Stutt & Willmer, 1998) o cuando organismos como los cangrejos violinista, defienden las madrigueras están en una mejor posición para luchar (*e. g.*, Magnhagen & Kvarnemo, 1989; Ranta *et al.*, 1993; Jennions & Backwell, 1996). Los cangrejos ermitaños son un caso único en el reino animal, en el sentido de que ambos oponentes combaten ocupando el recurso en disputa: una concha de gasterópodo.

Las conchas representan para los ermitaños un refugio móvil e intercambiable que determina su morfología, su fisiología y su conducta (Reese, 1969). Sin embargo, las conchas de gasterópodos son un recurso limitado y altamente competido (Kellogg, 1976). Las conchas determinan aspectos claves en la biología de los ermitaños (Bertness, 1981), tales como hacer frente a los factores ambientales (Taylor, 1981; Mima *et al.*, 2003; Rotjan *et al.*, 2004), los protegen de depredadores (Wada *et al.*, 1997) e influyen su crecimiento y reproducción (Childress, 1972). Los diferentes tamaños y tipos de conchas pueden brindar diferentes beneficios y costos a sus portadores, de manera que los combates por obtener nuevas conchas son frecuentes en este grupo de animales (Côté *et al.*, 1998). Las diferentes conchas también podrían sesgar el resultado de los combates a través de efectos agonísticos correlacionados con los recursos. La

relevancia de los efectos de los recursos en la habilidad del combate cobra importancia en los trópicos, debido a que la diversidad de especies, incluyendo a los gasterópodos, es mayor que en las zonas templadas (Vermeij, 1976; Zipser & Vermeij, 1978).

Los cangrejos ermitaños exhiben rituales de combate sofisticados. Durante un combate, el cangrejo atacante trepa sobre la concha del defensor y explora con sus quelípedos la superficie externa de la concha (inspección; Elwood & Glass, 1981; Dowds & Elwood, 1983); posteriormente, el atacante alinea la apertura de su concha con la del defensor e introduce sus quelas para sujetar al oponente (inserción de quelas; Elwood & Glass, 1981; Dowds & Elwood, 1983; Scully, 1986; Gherardi, 2006) y lleva a cabo una serie de episodios en donde golpea intensa y repetidamente su concha contra la del defensor (series de golpes; Briffa & Elwood, 2005). Los combates finalizan con la victoria del atacante al despojar a su oponente de su concha (intercambio de concha) o con la derrota (Robert W. Elwood & Glass, 1981; Dowds & Elwood, 1983). En este estudio evaluamos atributos morfológicos, funcionales y conductuales, tanto conspicuos como discretos, así como la influencia del refugio en la habilidad de combate y probabilidad de éxito en encuentros agonísticos entre cangrejos ermitaño.



## REFERENCIAS

- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77(5), 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Bertness, M. D. (1981). The influence of the shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40(2), 197–205.
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2005). Rapid change in energy status in fighting animals: Causes and effects of strategic decisions. *Animal Behaviour*, 70(1), 119–124. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.013>
- Childress, J. R. (1972). Behavioral Ecology and Fitness Theory in a Tropical Hermit Crab. *Ecology*, 53(5), 960–964.
- Côté, I. M., Reverdy, B., & Cooke, P. K. (1998). Less choosy or different preference? Impact of hypoxia on hermit crab shell assessment and selection. *Animal Behaviour*, 56(4), 867–873. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0828>
- Dingle, H., & Caldwell, R. L. (1969). The aggressive and territorial behaviour of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* manning (crustacea: stomatopoda). *Behaviour*, 33(1), 115–136. <https://doi.org/10.1163/156853969X00341>
- Dowds, B. M., & Elwood, R. W. (1983). Shell wars: Assessment strategies and the timing of decisions in hermit crab shell fights. *Behaviour*, 85(1), 1–24. <https://doi.org/10.1163/156853983X00011>
- Elwood, R. W., & Glass, C. W. (1981). Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab *Pagurus bernhardus*? *Animal Behaviour*, 29(4), 1239–1244. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80075-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80075-9)
- 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(4), 853–859. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.01.025>
- Emlen, D. J. (2014). *Animal Weapons: The Evolution of Battle*. Henry Holt and Company.
- Enquist, M., & Leimar, O. (1987). Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127(2), 187–205. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(87\)80130-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(87)80130-3)
- Gherardi, F. (2006). Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(4), 500–510. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0074-z>
- Hammerstein, P. (1981). The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour*, 29(1), 193–205. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80166-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80166-2)
- Hardy, I. C., & Briffa, M. (2013). *Animal contests*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jackson, N. W., & Elwood, R. W. (1989). How animals make assessments: information gathering by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, 38(6), 951–957. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80136-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80136-8)
- Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y. (1996). Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(4), 293–306. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01851.x>
- Johnsson, J. I., & Forser, A. (2002). Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in

brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(3), 282–286. <https://doi.org/10.1007/s00265-001-0430-6>

- Kellogg, C. W. (1976). Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22(1), 101–111. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(76\)90112-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(76)90112-X)
- Kemp, D. J. (2000). Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology*, 11(6), 591–596. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.591>
- Kokko, H., Sepulcre, A. L., & Morrell, L. J. (2006). From Hawks and Doves to Self-Consistent Games of Territorial Behavior. *The American Naturalist*, 167(6), 901–912.
- Krebs, J. R. (1982). Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11(3), 185–194. <https://doi.org/10.1007/BF00300061>
- Leimar, O., & Enquist, M. (1984). Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 111(3), 475–491. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(84\)80235-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(84)80235-0)
- Lindström, K. (1992). The effect of resource holding potential, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder-owner conflicts in the sand goby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(1), 53–58. <https://doi.org/10.1007/BF00168594>
- Magnhagen, C., & Kvarnemo, L. (1989). Big is better: the importance of size for reproductive success in male *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces, Gobiidae). *Journal of Fish Biology*, 35(6), 755–763. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03027.x>
- Marden, J. H., & Rollins, R. A. (1994). Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1335>
- Maynard Smith, J., & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24(1), 159–175. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80110-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80110-8)
- Mima, A., Wada, S., & Goshima, S. (2003). Antipredator defence of the hermit crab *Pagurus filholi* induced by predatory crabs. *Oikos*, 102(1), 104–110. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12361.x>
- Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 223–243. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(74\)90111-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(74)90111-8)
- Petersen, G., & Hardy, I. C. W. (1996). The importance of being larger: parasitoid intruder–owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*, 51(6), 1363–1373. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1996.0139>
- Pratt, A. E., Kelly McLain, D., & Lathrop, G. R. (2003). The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. *Animal Behaviour*, 65(5), 945–955. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2152>
- Pryke, S. R., & Andersson, S. (2003). Carotenoid-based epaulettes reveal male competitive ability: Experiments with resident and floater red-shouldered widowbirds. *Animal Behaviour*, 66(2), 217–224. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2193>
- Ranta, E., Rita, H., & Lindstrom, K. (1993). Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. *American Naturalist*, 142(1), 42–58. <https://doi.org/10.1086/285528>
- Reese, E. S. (1969). Behavioral Adaptations of Intertidal Hermit Crabs. *American Zoologist*, 9, 343–355.
- Rosenberg, R. H., & Enquist, M. (1991). Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residency. *Animal Behaviour*, 42(5), 805–811. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80124-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80124-1)

- Rotjan, R. D., Blum, J., & Lewis, S. M. (2004). Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: Does predation threat influence shell selection behavior? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *56*(2), 171–176. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0770-0>
- Scully, E. P. (1986). Shell Investigation Behavior of the Intertidal Hermit Crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Crustacean Biology*, *6*(4), 749–756.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s002650050384>
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A., Taylor, A. C., & Orr, J. F. (2000). Weapon strength and competitive success in the fights of shore crabs (*Carcinus maenas*). *Journal of Zoology*, *250*, 397–403. <https://doi.org/10.1017/S0952836900003125>
- Stutt, A., & Willmer, P. (1998). Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour*, *55*, 1341–1347. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90037-X)
- Taylor, P. R. (1981). Hermit crab fitness: The effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *52*(2–3), 205–218. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90037-X)
- Taylor, P. W., & Elwood, R. W. (2003). The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour*, *65*, 1195–1202. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2169>
- Vermeij, G. J. (1976). Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. *Nature*, *260*(5547), 135–136. <https://doi.org/10.1038/260135a0>
- Wada, S., Ohmori, H., Goshima, S., & Nakao, S. (1997). Shell-size preference of hermit crabs depends on their growth rate. *Animal Behaviour*, *54*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0319>
- Zipser, E., & Vermeij, G. J. (1978). Crushing behavior of tropical and temperate crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *31*(2), 155–172. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(78\)90127-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(78)90127-2)

# Capítulo I. Influencia de caracteres aparentes y discretos en la resolución de combates en cangrejos ermitaño

## INTRODUCCIÓN

La importancia de la talla corporal en los combates se explica por su relación con ciertos atributos morfológicos y funcionales durante el desempeño de los animales. Los individuos de tallas más grandes presentan una mayor ventaja en términos del tamaño del armamento, de fuerza muscular y de energía disponible respecto a sus oponentes de menor tamaño (Sneddon *et al.*, 1997; Sneddon *et al.*, 2000). Sin embargo, existen cualidades que pueden variar entre los individuos y generar diferencias en el RHP independientes de la talla (variabilidad interindividual). El potencial metabólico, el desempeño físico y la personalidad animal son características poco conspicuas (discretas) asociadas al RHP que varían entre individuos independientemente de la talla (Bennett & Huey, 1990). La cantidad de energía mínima requerida por los animales para vivir, medida a través de la tasa metabólica estándar o de reposo (TME) ha demostrado ser un buen indicador de su potencial para desempeñar actividades físicas energéticamente demandantes (*e. g.*, combatir; Careau *et al.*, 2008). La TME se relaciona con el costo energético de mantenimiento de órganos involucrados en el procesamiento y conversión de alimentos en energía utilizable (Biro & Stamps, 2010). Por lo tanto, la TME puede ser un estimador del potencial de la maquinaria fisiológica que, en su conjunto, determina la variabilidad de conductas y restringe el grado de expresión de las mismas entre los individuos de una población. Los individuos con un alto metabolismo pagarán altos costos para su mantenimiento, pero podrán desplegar conductas más demandantes que aquellos con un metabolismo bajo (modelo de Asignación Energética; Mathot & Dingemans, 2015). La diferencia en la TME entre los oponentes puede determinar su persistencia y escalamiento en un combate (Lahti *et al.*, 2002; Briffa & Sneddon, 2007). Por ejemplo, los

individuos de *Macrobrachium rosenbergii* con mayor TME tienen mayor probabilidad de ganar al combatir por territorio, mientras que los individuos con desventaja metabólica suelen retirarse de la contienda por agotamiento (Mowles *et al.*, 2009).

El desempeño físico de los animales estimado a partir de su fuerza muscular es otro factor importante en la resolución de los combates (Simon P. Lailvaux *et al.*, 2009). Por ejemplo, en el cangrejo de mar común *Carcinus maenas*, los individuos con mayor fuerza de pinzamiento ganan un mayor número de encuentros agonísticos (Sneddon *et al.*, 2000). La personalidad de los individuos es otro factor que puede influir en el éxito en un combate (Courtene-Jones & Briffa, 2014). La personalidad se define como las diferencias interindividuales en el comportamiento que son consistentes en el tiempo y/o entre contextos (Watanabe *et al.*, 2012; Briffa *et al.*, 2015). Las respuestas conductuales de los individuos pueden variar consistentemente frente a un estímulo de alarma; a esta variación se le denomina audacia y es un continuo que comprende a los individuos tímidos (que evitan el riesgo) hasta individuos atrevidos (que toman riesgos elevados). Un ejemplo de la importancia de la personalidad animal en la resolución de un combate se presenta en la anemona marina *Actinia equina*, en donde los individuos que presentan tiempos breves de latencia (más audaces) infligen más ataques a sus oponentes y ganan un mayor número de combates que aquellos individuos tímidos (Rudin & Briffa, 2012). El objetivo de esta parte del estudio fue determinar la influencia de caracteres conspicuos (talla corporal y el tamaño de los armamentos) y discretos (tasa metabólica, la fuerza muscular y la personalidad animal asociadas al RHP) en la resolución de los combates de *C. californiensis*.

## MÉTODO

### **Obtención de organismos**

El estudio se realizó en cinco días consecutivos en el intermareal del pacífico mexicano de Troncones, Guerrero, México. Se recolectaron 25 cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* ocupando conchas de la especie preferida *Stramonita biserialis* y 25 de la especie no preferida *Nerita scabricosta* sin daño aparente ni epibiontes. Los cangrejos se recolectaron en pozas del intermareal que no presentaron una conexión directa entre ellas, para así evitar un sesgo debido al efecto de la experiencia previa y jerarquías previamente establecidas (Tricarico & Gherardi, 2007). Los cangrejos se mantuvieron en recipientes individuales (0.1 L) en un sistema de circulación de agua a 27 ° C y 35 UPS.

### **Combates**

Los cangrejos ocupando conchas de *Nerita* y *Stramonita* se colocaron en un contenedor de plástico de 80 x 60 x 10 cm en una proporción 1:1. Inicialmente, los cangrejos se mantuvieron separados por tubos de PVC individuales (2 pulgadas de diámetro) y después de 60 minutos de aclimatación se liberaron en el contenedor. Se identificaron parejas de cangrejos que establecieron una interacción agonística (series de golpes). Los combates finalizaron cuando el atacante se retiró del combate sin lograr el intercambio al alejarse a dos conchas de distancia, o ganó el encuentro despojando a su oponente. Una vez concluido el combate, los oponentes se colocaron en contenedores individuales (0.1 L) previamente etiquetados con el número de pareja y el rol que tomó cada individuo en el combate (atacante o defensor). Los contenedores individuales permanecieron en un sistema de circulación a 27°C y a 35 UPS. Se designó como atacante a aquel

cangrejo que inició y realizó las conductas agonísticas (descritas más adelante), y como defensor al individuo que permaneció retraído durante el encuentro (Briffa & Dallaway, 2007).

Las actividades agonísticas se registraron en tablas (Hazlett & Estabrook, 1974). Las conductas registradas fueron: a) series de golpes, registradas como el número de sucesiones de impactos que otorga el atacante con su concha a la del defensor (Briffa & Elwood, 2005), b) el número de golpes totales y c) el resultado del combate, cuando el cangrejo atacante despoja a su oponente de la concha (éxito) o cuando se retira sin intercambio (fracaso; Elwood & Glass, 1981). Los experimentos se realizaron entre las 9:00 y 13:00 h, periodo de mayor actividad de los cangrejos (Alcaraz & Kruesi, 2012). Los combates se videograbaron para su posterior análisis. Los experimentos de metabolismo, fuerza muscular y audacia (descritas más adelante) se realizaron 24 h después de los experimentos de combates. Únicamente se utilizaron machos para evitar sesgos asociados al sexo y condición reproductiva. Al concluir todos los experimentos, los cangrejos y las conchas se pesaron (balanza OHAUS) y sexaron.

### **Determinación del metabolismo**

La TME se estimó 24 h después de finalizados los combates. La medición se registró de manera continua por media hora impidiendo que el porcentaje de saturación de oxígeno fuera menor al 90% (Chabot *et al.*, 2016). Los registros se realizaron durante las horas de menor actividad de los animales (14:00 a 17:00; Alcaraz & Kruesi, 2012). El consumo de oxígeno se estimó en un sistema respirométrico semicerrado (Cech & Brauner, 2011). La concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro de fibra óptica y un mini sensor óptico (Witrox 4; Loligo Systems). El consumo de oxígeno se calculó a partir del cambio en la concentración de oxígeno en el tiempo. Se utilizó una cámara respirométrica vacía como control. La TME de cada individuo se calculó

tomando como referencia el valor promedio de las últimas cuatro mediciones de consumo de oxígeno.

Las asimetrías de los registros metabólicos de los cangrejos atacantes (A) respecto al defensor (D) se calcularon utilizando la siguiente fórmula general:

$$\text{Asimetría en TME} = \left( \frac{TME_A - TME_D}{TME_A + TME_D / 2} \right)$$

En donde TME representa la tasa metabólica estándar. Los valores positivos indican que el atacante tiene una mayor tasa metabólica que su adversario. Los valores negativos indican que el atacante tiene una tasa metabólica menor que el defensor.

### **Estimación de la fuerza muscular**

La fuerza muscular de los individuos se estimó a través de la fuerza máxima de tracción de acuerdo con el procedimiento estandarizado por Alcaraz y Jofre (2017). Se empleó un dispositivo circular de plástico (28 cm X 16 cm) con 1.5 L de agua de mar con aireación constante. La base del interior del dispositivo se recubrió con lija (no. 36) para simular un sustrato y facilitar la tracción de los cangrejos. En el centro del contenedor se colocó una varilla de plástico sujeta al fondo del tanque, sobre la cual se sujetó un cilindro de plástico (5 cm de altura y 0.6 cm de grosor) en posición vertical que funcionó como polea, a través del cual pasó un hilo de poliéster (0.5 mm de grosor). Uno de los extremos del hilo se ató a un cinturón de plástico que sujetó firmemente las conchas de los individuos y el otro extremo del hilo se sujetó al gancho de un dinamómetro (PSE con precisión de  $\pm 0.01g$ ). Los cangrejos se colocaron de manera individual a 5 cm de la barra ubicada en la parte central del tanque y se registró el valor más alto observado en el dinamómetro. Los experimentos de fuerza se realizaron tres veces por animal, dejando un periodo de reposo de 1 h



entre cada registro (S. P. Lailvaux *et al.*, 2005). La asimetría en la fuerza de los cangrejos atacantes respecto a sus adversarios se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{Asimetría en fuerza (\%)} = \left( \frac{F_A - F_D}{F_A + F_D / 2} \right)$$

En donde  $F_A$  es la fuerza máxima de tracción del atacante y  $F_D$  la fuerza máxima de tracción del defensor. Los valores positivos indican que el atacante es más fuerte que su adversario. Los valores negativos indican que el atacante es menos fuerte que el cangrejo defensor.

### **Estimación de la personalidad (audacia)**

Los experimentos de audacia se realizaron 24 h después de cada medición de fuerza muscular. La audacia se determinó a partir de la medición del tiempo de refugio de los cangrejos dentro de su concha (Briffa & Mowles, 2008). El tiempo de uso de refugio se ha utilizado en diversos estudios como medida de la audacia; por ejemplo, en cangrejos violinista (Robert W. Elwood, 2017), anemonas de mar (Rudin & Briffa, 2012) y cangrejos ermitaños (Courtene-Jones & Briffa, 2014). En el caso específico de los cangrejos ermitaños, el tiempo de refugio es un buen estimador de la audacia de los animales debido a que es una medida consistente en el tiempo (Stamps *et al.*, 2012). El tiempo de uso de un refugio es una respuesta conductual vinculada a la personalidad de los individuos, donde los animales más audaces son aquellos que utilizan por menor tiempo un refugio y los menos audaces los que permanecen escondidos por más tiempo. Los experimentos se realizaron en un tanque (41 cm x 19 cm x 25 cm; con agua de mar y aireación constante) con un espejo adaptado en el fondo. Los cangrejos se tomaron con la mano de sus frascos individuales y se sostuvieron fuera del agua con la apertura de la concha orientada hacia arriba durante diez segundos para promover su completa retracción al interior de su concha (Chávez-Solís & Alcaraz, 2015). Posteriormente, los cangrejos se depositaron en el fondo del tanque experimental con la

apertura de la concha orientada hacia abajo. El tiempo de refugio (TR) se definió como el tiempo que transcurrió desde que la concha se colocó en el fondo del tanque hasta que los cangrejos posaron todos los pares de apéndices en el fondo del contenedor (Courtene-Jones & Briffa, 2014).

La asimetría en el TR de los cangrejos atacantes respecto a sus adversarios se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{Asimetría en tiempo de refugio} = - \left( \frac{TR_A - TR_D}{(TR_A + TR_D)/2} \right)$$

En donde  $TR_A$  es el tiempo de refugio del atacante y  $TR_D$  el tiempo de refugio del cangrejo defensor. Los valores positivos indican que el atacante es más audaz que su adversario. Los valores negativos indican que el atacante es menos audaz que el cangrejo defensor.

## **Estadística**

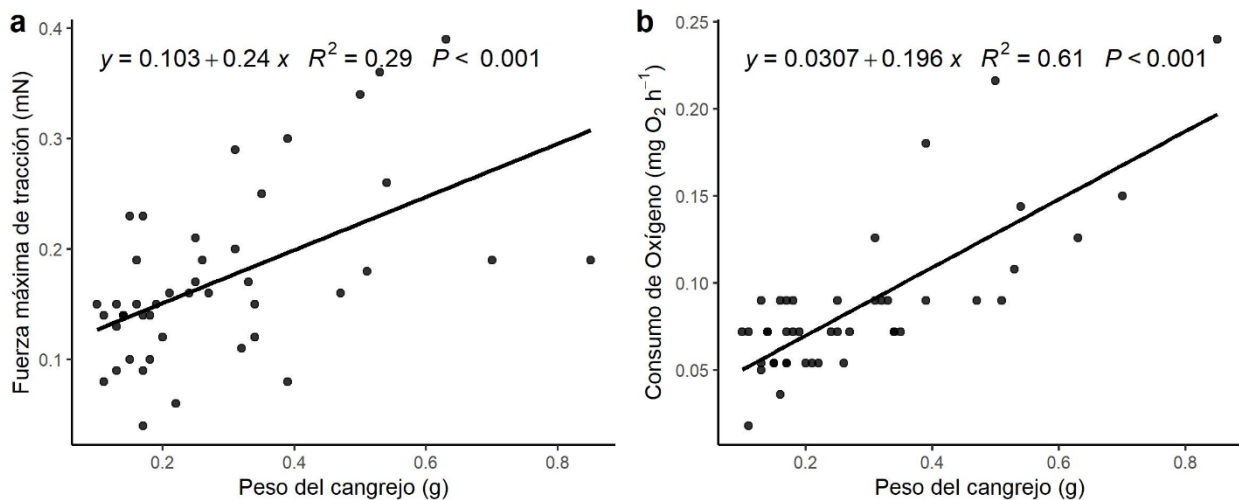
Todos los análisis se llevaron a cabo en R v.3.6.2 (R Core Team, 2020). El peso de los animales se comparó con una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. La relación de los del peso de los cangrejos con su consumo de oxígeno y fuerza muscular se evaluó a través de correlaciones de Spearman. La influencia de la TME, la fuerza muscular y la audacia en el éxito de combate se evaluó a través de una regresión logística binomial. El número de series de golpes, el número total de golpes, las asimetrías en talla, fuerza muscular, en TME y audacia se incluyeron como variables predictoras. Los atacantes que no despojaron a sus oponentes (perdedores) se codificaron como 0 y aquellos que lograron el despojo (ganadores) como 1. El modelo global incluyó efectos interactivos entre variables. El modelo cumplió con los supuestos necesarios para la regresión logística binomial: independencia de variables, linealidad de variables independientes y log odds (evaluada a través de una inspección visual de las relaciones lineales entre las variables predictoras

y el logit de los resultados) y ausencia de multicolinealidad. El criterio utilizado para considerar ausencia de multicolinealidad se estableció a través de un valor de correlación de Pearson  $< 0.5$  y un factor de inflación de varianza (VIF)  $< 10$ .

La devianza explicada o pseudo  $R^2$  del modelo global se utilizó como medida de ajuste (Zuur *et al.*, 2009). Posteriormente, se realizó un proceso de selección de modelo “backward” utilizando la función “drop1” (prueba de chi-cuadrado; paquete R “stats”), el cual calcula la razón de verosimilitud y los valores  $P$  para todos los términos individuales, ajusta esos modelos y calcula los cambios en el ajuste. El “mejor modelo” se elige eliminando secuencialmente los términos menos significativos en cada iteración, hasta llegar a un modelo reducido que contiene solo términos e interacciones significativas (Ekstrøm & Sørensen, 2015).

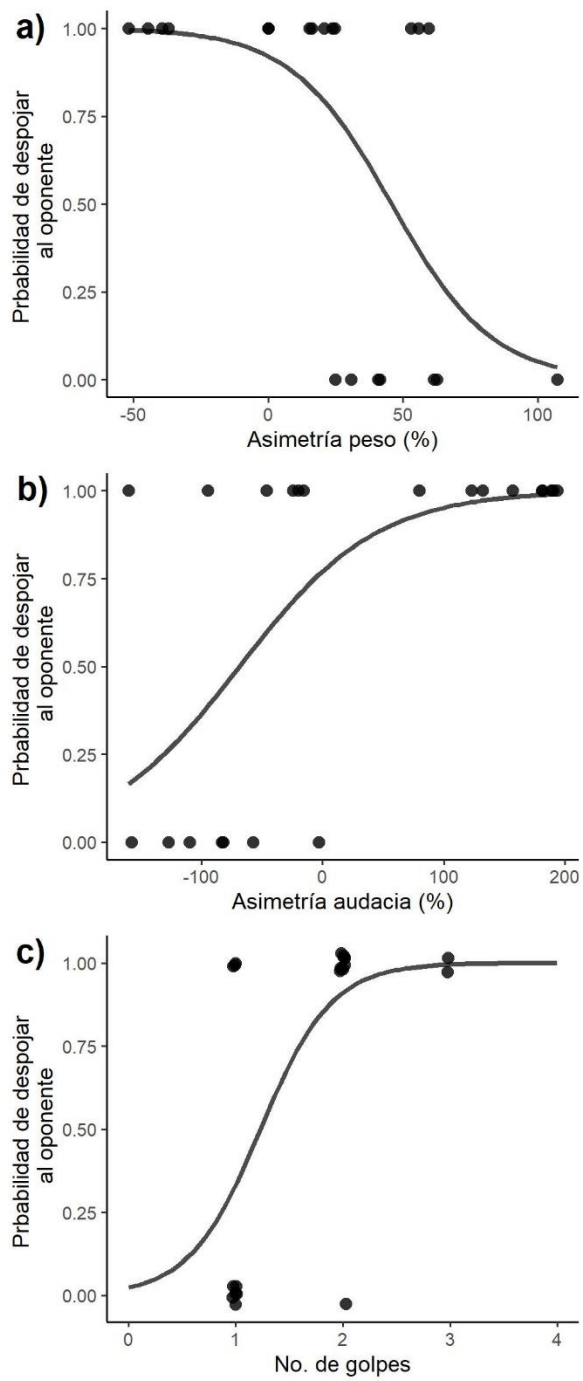
## RESULTADOS

El peso de los animales fue similar en cangrejos ocupando conchas de *Nerita* y *Stramonita* (Kruskal–Wallis test:  $\chi^2_{1,43} = 0.05$ ,  $P = 0.82$ ). El peso de los cangrejos se correlacionó positivamente con la fuerza máxima de tracción y el consumo de oxígeno (Correlación de Spearman;  $\rho = 0.54$ ,  $\rho = 0.67$ ; respectivamente, Figura 1).



**Figura 1.** Relación del peso de los cangrejos con la fuerza máxima de tracción (a), y el consumo de oxígeno (b).

El modelo global explicó un 77.69% de la devianza. El número de golpes totales se excluyó del modelo global debido a que presentó alta multicolinealidad con el número de series de golpes (Correlación de Pearson;  $r = 0.62$ ; VIF= 22.88) y el porcentaje de devianza que explicó fue menor que el del número de series de golpes (74.05% vs. 51.04%, respectivamente). El éxito en combate no estuvo influenciado por la asimetría en fuerza muscular (GLM;  $\chi^2 = 1.69$ ;  $P = 0.19$ ) ni por la asimetría en tasa metabólica estándar (GLM;  $\chi^2 = 0.25$ ;  $P = 0.62$ ). Sin embargo, el éxito en combate se explicó por la asimetría de peso (GLM;  $\chi^2 = 13.15$ ;  $P = 0.03$ ; Fig. 2a), la asimetría en audacia (GLM;  $\chi^2 = 16.22$ ;  $P = 0.02$ ; Fig. 2b) y el número de series de golpes (GLM;  $\chi^2 = 21.60$ ;  $P < 0.01$ ; Fig. 2c). La probabilidad de ganar un combate aumenta cuando los atacantes son de menor peso y son más audaces que los defensores (Fig. 2a Fig. 2b) y cuando los atacantes dan un mayor número de series de golpes a su oponente (Fig. 2c).



**Figura 2.** Probabilidad de ganar un combate en función de la asimetría de peso (a), audacia (b) y el número de series de golpes (c). En el eje de ordenadas,

el cero representa atacantes que no despojaron a su oponente y el uno atacantes que despojaron a su oponente.

## DISCUSIÓN

A pesar de la amplia información que existe sobre el tamaño del cuerpo y el armamento como factores clave que determinan el RHP, la comprensión de la contribución de los factores fisiológicos (*e. g.*, la capacidad metabólica y la fuerza muscular) y conductuales (*e. g.*, la personalidad animal) en la resolución de combates es limitada (Humphries *et al.*, 2006; O'Connor *et al.*, 2015). En este estudio, las asimetrías en fuerza muscular y tasa metabólica estándar (TME) no determinaron el éxito en combate de los cangrejos ermitaños. Sin embargo, la probabilidad de ganar un combate aumentó cuando los atacantes eran más pequeños y audaces que los defensores y cuando ejecutaron un mayor número de series de golpes.

La asimetría en el peso de los cangrejos ermitaños influyó en la resolución del combate. En varios animales, pequeñas diferencias de tamaño entre los individuos sesgan el resultado a favor del competidor más grande, como en los peces cíclidos (Neat *et al.*, 1998), cangrejos violinistas (Jennions & Backwell, 1996) y cangrejos de río (Pavey & Fielder, 1996). En el cangrejo de río, *Procambarus clarkii*, una diferencia de tamaño corporal del 3% es suficiente para favorecer el éxito del competidor más grande en el 80% de los encuentros (Ueno & Nagayama, 2012). En el presente estudio, la asimetría del tamaño corporal fue importante para determinar el resultado de del combate. Sin embargo, a diferencia de varios estudios en los que el competidor más pequeño tiene una menor probabilidad de ganar (*e. g.*, Hazlett, 1970), en este estudio se encontró que un atacante más pequeño que el defensor tuvo más probabilidades de ganar el combate que un atacante que era más grande que el defensor.

El éxito en combate del atacante con desventaja de tamaño corporal podría atribuirse a una asimetría poco conspicua en el RHP. De acuerdo con Mowles et al (2011), los atacantes de *Pagurus bernhardus* con una mayor cantidad de fibras musculares abdominales tienen una mayor probabilidad de ganar un combate. La fuerza de tracción es una característica comúnmente asociada con la fuerza muscular y el desempeño físico de los animales y es un atributo que varía entre los individuos de una población (variabilidad interindividual; Bywater *et al.*, 2008; Alcaraz & Jofre, 2017). Una de las predicciones de este trabajo fue que los atacantes con desventaja de peso estarían ejecutando series de golpes más fuertes que aquellos con ventaja de peso. Sin embargo, la fuerza de tracción no explicó el éxito en combate. Es probable que la fuerza máxima de tracción de *C. californiensis* a diferencia de la musculatura abdominal participen de diferente manera en la ejecución de series de golpes de concha.

La asimetría en el potencial metabólico de los contrincantes es otra característica poco conspicua que se esperaría importante en la resolución de una contienda; esto debido a que los combates son altamente demandantes de energía y los costos de combatir se incrementan conforme aumenta la intensidad de las conductas agonísticas y la duración del combate (Hack, 1997). Una de las predicciones de este estudio fue que los atacantes en desventaja tendrían una mayor TME respecto a los oponentes con ventaja. Sin embargo, la asimetría en TME no explicó el éxito en combate en *C. californiensis* como se esperaba. En otros crustáceos como *Macrobrachium rosenbergii*, los ganadores de los combates fueron aquellos individuos con mayor TME, independientemente de los efectos del tamaño corporal sobre el metabolismo (Brown *et al.*, 2003). En crustáceos como *Necora puber* y *Carcinus maenas*, la TME se correlaciona fuertemente con los despliegues agonísticos y la duración del combate, pero no con el éxito del combate (Smith & Taylor, 1993). Probablemente, otros indicadores como el campo aeróbico podrían explicar los

mecanismos fisiológicos de los atacantes para persistir en un combate mientras ejecuta conductas energéticamente demandantes (Lahti *et al.*, 2002; Briffa & Sneddon, 2007).

El uso del refugio maximiza la probabilidad de un individuo de sobrevivir ante el riesgo de ser depredado (Sih *et al.*, 2004; Briones-Fourzán *et al.*, 2015). Sin embargo, el costo de refugiarse puede ser alto ya que disminuye el tiempo y la probabilidad de realizar actividades ecológicamente relevantes, como alimentarse o adquirir un recurso limitado (Martín & López, 1999). Así, la decisión que toman los animales sobre refugiarse o no, está dada por un balance entre la evitación de los riesgos y la adquisición de un recurso importante para maximizar su adecuación (Cooper, 2009). La asimetría en tiempo de uso de refugio fue una característica que explicó el combate en *C. californiensis*. Los atacantes que presentaron un tiempo de uso de refugio menor que sus oponentes (más audaces), tuvieron una mayor probabilidad de despojarlo de su concha. La audacia se ha correlacionado ampliamente con otro rasgo de la personalidad denominado agresividad (Mowles & Briffa, 2012). Los individuos de *Pagurus bernhardus* que presentan tiempos de uso de refugios cortos son más agresivos al iniciar el ataque contra otro cangrejo (menor tiempo de latencia al aproximarse a un oponente; Courtene-Jones & Briffa, 2014). Sin embargo, en el caso de *P. bernhardus* el tiempo de uso de refugio no explica el éxito de los atacantes, pero sí de los defensores. Los defensores que se refugian por tiempos prolongados tienen una mayor probabilidad de retener el recurso.

El estudio de los combates bajo escenarios de libre elección impide el control riguroso de las variables y, por lo tanto, dificulta su interpretación. Sin embargo, esta aproximación permite un entendimiento integral de la toma de decisiones de los individuos. A pesar del amplio conocimiento que se tiene sobre las reglas que dictan los encuentros agonísticos, la secuencia de



decisiones y sus consecuencias en el resultado de los combates bajo condiciones naturales han sido poco estudiados (Humphries *et al.*, 2006; O'Connor *et al.*, 2015). Esta parte del estudio muestra que los encuentros agonísticos consisten en una secuencia inseparable de eventos que requieren ser evaluados como un todo.

## REFERENCIAS

- Alcaraz, G., & Jofre, G. I. (2017). Aggressiveness compensates for low muscle strength and metabolic disadvantages in shell fighting: an outcome of the individual's past. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *71*(6), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2311-7>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.014>
- Bennett, A. F., & Huey, R. B. (1990). Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, *7*, 251–284.
- 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*(11), 653–659. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.003>
- Briffa, M., & Dallaway, D. (2007). Inter-sexual contests in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: Females fight harder but males win more encounters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(11), 1781–1787. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0411-5>
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2005). Rapid change in energy status in fighting animals: Causes and effects of strategic decisions. *Animal Behaviour*, *70*(1), 119–124. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.013>
- Briffa, M., & Mowles, S. L. (2008). Hermit crabs. *Current Biology*, *18*, R144–R146.
- Briffa, M., & Sneddon, L. U. (2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, *21*(4), 627–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01188.x>
- Briffa, M., Sneddon, L. U., & Wilson, A. J. (2015). Animal personality as a cause and consequence of contest behaviour. *Biology Letters*, *11*, 20141007–20141007. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.1007>
- Briones-Fourzán, P., Domínguez-Gallegos, R., & Lozano-Álvarez, E. (2015). Aggressive behaviour of spotted spiny lobsters (*Panulirus guttatus*) in different social contexts: the influence of sex, size, and missing limbs. *ICES Journal of Marine Science*, *72*(suppl\_1), i155–i163. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu219>
- Brown, J. H., Ross, B., McCauley, S., Dance, S., Taylor, A. C., & Huntingford, F. A. (2003). Resting Metabolic Rate and Social Status in Juvenile Giant Freshwater Prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, *36*(1), 31–40. <https://doi.org/10.1080/1023624021000054307>
- Bywater, C. L., Angilletta, M. J., & Wilson, R. S. (2008). Weapon size is a reliable indicator of strength and social dominance in female slender crayfish (*Cherax dispar*). *Functional Ecology*, *22*(2), 311–316. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01379.x>
- Careau, V., Thomas, D. K., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, *117*(1), 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16513.x>
- Cech, J., & Brauner, C. (2011). *Techniques in Whole Animal Respiratory Physiology. Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment* (Vol. 2). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-1237-4553-8.00128-3>
- Chabot, D., Steffensen, J. F., & Farrell, A. P. (2016). The determination of standard metabolic rate in fishes. *Journal of Fish Biology*, *88*(1), 81–121. <https://doi.org/10.1111/jfb.12845>

- Chávez-Solís, C., & Alcaraz, G. (2015). Hiding time of the hermit crab *Calcinus californiensis*: observations from different shell types. *Canadian Journal of Zoology*, *93*(7), 559–565.
- Cooper, W. E. (2009). Theory successfully predicts hiding time: new data for the lizard *Sceloporus virgatus* and a review. *Behavioral Ecology*, ar035.
- Courteney-Jones, W., & Briffa, M. (2014). Boldness and asymmetric contests: role-and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. *Behavioral Ecology*, aru085.
- Ekstrøm, C. T., & Sørensen, H. (2015). *Statistical data analysis for the life sciences* (Second). London, UK: CRC Press.
- Elwood, R. W., & Glass, C. W. (1981). Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab *Pagurus bernhardus*? *Animal Behaviour*, *29*(4), 1239–1244. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80075-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80075-9)
- Hack, M. a. (1997). The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behavioral Ecology*, *8*(1), 28–36. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.1.28>
- Hazlett, B. A. (1970). The Effect of Shell Size and Weight on the Agonistic Behavior of a Hermit Crab. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *27*(3), 369–374. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1970.tb01878.x>
- Hazlett, B. A., & Estabrook, G. F. (1974). Examination of agonistic behavior by character analysis II. Hermit crabs. *Behaviour*, *49*(1), 88–110. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Humphries, E. L., Hebblethwaite, A. J., Batchelor, T. P., & Hardy, I. C. W. (2006). The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*, *72*(4), 891–898. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.02.015>
- Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y. (1996). Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *57*(4), 293–306. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01851.x>
- Lahti, K., Huuskonen, H., Laurila, A., & Piironen, J. (2002). Metabolic rate and aggressiveness between Brown Trout populations. *Functional Ecology*, *16*(2), 167–174. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00618.x>
- Lailvaux, S. P., Hathway, J., Pomfret, J., & Knell, R. J. (2005). Horn size predicts physical performance in the beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Functional Ecology*, *19*(4), 632–639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01024.x>
- Lailvaux, Simon 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*(2), 359–366. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01501.x>
- Martín, J., & López, P. (1999). When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, *10*(5), 487–492. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.5.487>
- Mathot, K. J., & Dingemanse, N. J. (2015). Energetics and behavior: Unrequited needs and new directions. *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.010>
- Mowles, S. L., & Briffa, M. (2012). Forewarned is forearmed: Early signals of RHP predict opponent fatigue in hermit crab shell fights. *Behavioral Ecology*, *23*(6), 1324–1329. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars124>
- 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*(3), 735–740.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.003>

- Neat, F. C., Huntingford, F. A., & Beveridge, M. M. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, *55*, 883–891.
- O'Connor, C. M., Reddon, A. R., Ligocki, I. Y., Hellmann, J. K., Garvy, K. A., Marsh-Rollo, S. E., ... Balshine, S. (2015). Motivation but not body size influences territorial contest dynamics in a wild cichlid fish. *Animal Behaviour*, *107*, 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.001>
- Pavey, C. R., & Fielder, D. R. (1996). The influence of size differential on agonistic behaviour in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Zoology*, *238*(3), 445. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05405.x>
- Reaney, L. T., & Backwell, P. R. Y. (2007). Risk-taking behavior predicts aggression and mating success in a fiddler crab. *Behavioral Ecology*, *18*(3), 521–525. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm014>
- 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 of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1735), 1904–1910. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2418>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Smith, I. P., & Taylor, A. C. (1993). The energetic cost of agonistic behaviour in the velvet swimming crab, *Necora (= Liocarcinus) puber* (L.). *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1042>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s002650050384>
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A., Taylor, A. C., & Orr, J. F. (2000). Weapon strength and competitive success in the fights of shore crabs (*Carcinus maenas*). *Journal of Zoology*, *250*, 397–403. <https://doi.org/10.1017/S0952836900003125>
- Sneddon, Lynne U, Taylor, A. C., Huntingford, F. A., & Watson, D. G. (2000). Agonistic Behaviour and Biogenic Amines in Shore Crabs *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology*, *203*, 537–545. <https://doi.org/JEB2180>
- Stamps, J. A., Briffa, M., & Biro, P. A. (2012). Unpredictable animals: Individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, *83*(6), 1325–1334. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.02.017>
- Tricarico, E., & Gherardi, F. (2007). Resource assessment in hermit crabs: the worth of their own shell. *Behavioral Ecology*, *18*, 615–620. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm019>
- Ueno, R., & Nagayama, T. (2012). Interlocking of chelae is a key factor for dominance hierarchy formation in crayfish. *Journal of Experimental Biology*, *215*(16), 2841–2848. <https://doi.org/10.1242/jeb.072520>
- 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*(2), 133–140. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.06.007>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 53). New York, USA: Springer.

## **Capítulo II. Mismo recurso, diferentes beneficios: la estructura de la concha del cangrejo ermitaño beneficia a los propietarios, pero no a los intrusos en las interacciones agonísticas**

### INTRODUCCIÓN

Si bien las características intrínsecas relacionadas con el potencial para retener un recurso (RHP, el tamaño corporal y del armamento, la tasa metabólica, la fuerza muscular y la personalidad animal) y la motivación por obtener un recurso explican la decisión de los individuos de persistir en un combate y su resolución, algunos factores ajenos a los organismos influyen de manera importante en sus encuentros agonísticos. La teoría del juego, a través de diversos modelos, explica y hace predicciones sobre la toma de decisiones de los animales durante sus encuentros agonísticos (Maynard Smith, 1974). La hipótesis del efecto residente hace referencia a la tendencia de los defensores de un recurso a ganar con más frecuencia que los atacantes o intrusos (Maynard Smith & Parker, 1976). El efecto residente puede relacionarse con una mayor motivación de los defensores para conservar el recurso que la de los atacantes para obtenerlo (Leimar & Enquist, 1984). Por ejemplo, los defensores que han invertido en un recurso previamente toman más riesgos y dedican más tiempo y energía a defenderlo (*e. g.*, góbidos; Lindström & Pampoulie, 2005; Leimar & Enquist, 1984). Los defensores también pueden tener mejor información sobre el recurso, y con base en el conocimiento de la calidad del mismo, expresar mayor motivación en la defensa que su oponente (Enquist & Leimar, 1987). Sin embargo, el efecto residente puede asociarse de manera directa ventajas (fisiológicas y mecánicas) que la posesión de un recurso puede conferirle al poseedor. Esta hipótesis es conocida como RHP correlacionado con los recursos (Kemp & Wiklund, 2001; Fayed *et al.*, 2008). Un ejemplo en el que el RHP correlacionado con los recursos conduce al efecto residente ocurre en las mariposas; en donde la

posesión de un territorio aumenta la temperatura corporal de la mariposa residente respecto a la invasora, incrementando el desempeño fisiológico de la propietaria durante un combate y con ello su probabilidad de ganar (Stutt & Willmer, 1998). En el caso de los cangrejos violinista *Uca mjoeberg*, los machos defienden madrigueras que utilizan como refugios durante las mareas altas y durante la cópula (Backwell & Jennions 2004); en estos cangrejos, las hembras ovígeras seleccionan a su pareja en función de la calidad de la madriguera (volumen, área de la marisma y disponibilidad de alimento) que ocupa el macho (Backwell & Passmore 1996). Los machos se encargan de defender la madriguera y con ello a la hembra de machos errantes que han perdido su madriguera o deambulan en busca de una de mejor calidad que la que poseen. Los poseedores del refugio tienen ventajas mecánicas y mayor probabilidad de éxito sobre los intrusos durante los enfrentamientos. (Backwell & Jennions 2004; Morrell *et al.*, 2005).

Es común que los cangrejos ermitaños se enfrenten para obtener una concha diferente a la que ocupan. La mayoría de las conchas de gasterópodos poseen espiras que tienen un giro que se extienden a partir de un pilar central llamado columela; alrededor de esta estructura se construye el resto de la concha (Signor & Pieter, 1984), aunque, algunas especies carecen de columela (*e. g.*, Neritimorpha; Ponder & Lindberg, 1997). Los cangrejos ermitaño ocupan conchas de gasterópodos con diferentes grados de desarrollo de la columela, y estas diferencias se han asociado indirectamente con costos y beneficios para los ocupantes. Por ejemplo, *Pagurus longicarpus* y *Calcinus californiensis* crecen más en especies de conchas de gasterópodos poco espiradas (columela reducida) que en conchas altamente espiradas (columelas largas; Blackstone, 1985; Alcaraz *et al.*, 2015); mientras que las hembras de *Pagurus filholi* producen más huevos cuando ocupan conchas altamente espiradas (Yoshino & Goshima, 2001).

Las especies de conchas también pueden influir en el resultado del combate. *Calcinus californiensis* despoja a más oponentes que ocupan conchas de *Nerita scabricosta*, que carece de columela (Ponder & Lindberg, 1997) en comparación con los que ocupan *Stramonita biserialis*, que tiene una columela bien definida (Burciaga, 2017).

Durante un combate por conchas, los atacantes desplazan su cuerpo hacia adelante para introducir sus apéndices anteriores a la concha del defensor y sujetarlo. Posteriormente, el atacante golpea su concha repetidamente contra la del defensor (series de golpes; Dowds & Elwood, 1983; Alcaraz & Jofre, 2017). El movimiento que realiza el atacante para sujetar al defensor podría modificar la posición de su abdomen y pereiópodos al interior de la concha, de manera similar a lo que sucede durante la locomoción. a diferencia de lo que sucede en un cangrejo retraído que enreda el abdomen en la columela, durante la locomoción el abdomen se despliega y apoya sobre el techo de la concha liberando el agarre sobre la columela (Chaple, 2012). En contraste con el atacante, durante el combate el defensor permanece retraído dentro de la concha, con el abdomen envuelto alrededor de la columela. En esta parte del estudio se diseñaron experimentos dirigidos a evaluar la influencia de la configuración interna de la concha (papel de la columela) en el éxito del combate de cangrejos ermitaño, con el fin de entender si la concha puede funcionar como un factor correlacionado con el RHP de atacantes y defensores en el combate por conchas de gasterópodos.

## MÉTODO

### **Obtención de organismos**

Se recolectaron 180 cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* ocupando conchas de *Nerita scabricosta* sin daño aparente ni epibiontes en la playa El Tecolote, Baja California Sur, México. Los cangrejos capturados fueron de tamaño similar (media  $0.23 \text{ g} \pm 0.02 \text{ se}$ ). La longitud de la

quela izquierda ( $\bar{X} = 5.10 \text{ mm} \pm 0.10 \text{ se}$ ) se utilizó como medida para estimar el peso corporal utilizando una ecuación previamente calculada para esta especie (Alcaraz *et al.*, 2020). Los cangrejos se mantuvieron en recipientes individuales (0.1 L) en un sistema de circulación de agua a 27 ° C y 35 UPS. Veinticuatro horas después de la captura, los cangrejos se extrajeron de su refugio calentando el ápice de sus conchas con una pistola de calor. Los cangrejos se pesaron y sexaron. Únicamente se utilizaron machos para evitar sesgos asociados al sexo, ya que los machos y las hembras de *C. californiensis* prefieren diferentes especies de concha (Suárez-Rodríguez *et al.*, 2019).

### **Experimento de preferencia**

Un experimento de preferencia por conchas de *Stramonita biserialis* de diferentes tamaños y configuraciones internas se llevó a cabo para probar las posibles diferencias en el valor de los recursos, debido a que la estructura de los combates depende del valor que los individuos otorgan a los recursos. La preferencia por conchas se determinó con una prueba alternativa múltiple (Arce y Alcaraz, 2012). La secuencia de preferencia de conchas se evaluó en 18 cangrejos ermitaños (0.11 a 0.34 g) para cuatro conchas alternativas de *S. biserialis* (cuyas características se describen más adelante): a) una concha intacta de tamaño adecuado ( $I_{\text{adeq}}$ ), b) una concha de tamaño adecuado con el último giro de la columela intacta ( $H_{\text{adeq}}$ ); c) una concha modificada de tamaño adecuado con el último giro de la columela desgastada ( $M_{\text{adeq}}$ ), y d) una concha intacta del 50% de la talla adecuada para el cangrejo ermitaño ( $I_{\text{tight}}$ ).

Los cangrejos ( $n= 18$ ) fueron provistos con un conjunto de cuatro conchas: tres conchas de tamaño adecuado y una con un ajuste apretado. El tamaño de las conchas adecuadas y apretadas se calculó usando ecuaciones previamente reportadas para el peso de la concha preferida en



función del peso del cangrejo (Arce y Alcaraz, 2012). Las conchas se enjuagaron con agua de mar limpia, no estaban dañadas y no tenían epibiontes. Los cangrejos se utilizaron una sola vez por experimento. Las manipulaciones de la concha se describen a continuación.

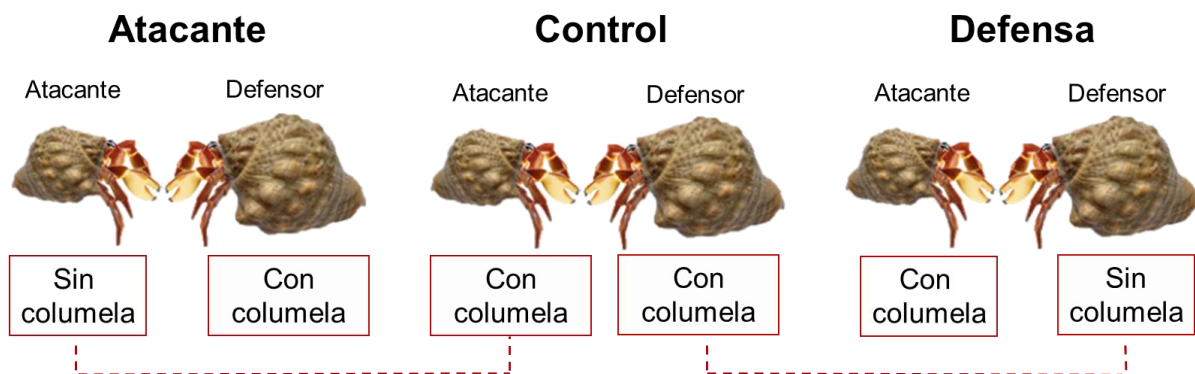
Las tres conchas de tamaño adecuado se asignaron al azar a uno de los tres tratamientos de configuración interna mencionados anteriormente:  $I_{adeq}$ ,  $H_{adeq}$ ,  $M_{adeq}$ . Las conchas  $H_{adeq}$  y  $M_{adeq}$  se fijaron a la prensa de una estación de trabajo (Dremel) con la apertura orientada hacia el lado izquierdo. Las conchas se cortaron longitudinalmente en la sección dorsal entre la segunda y la tercera costilla. El corte se realizó desde el ápice hasta la última vuelta, dividiendo la concha en dos secciones y dejando la columela expuesta. Las conchas se cortaron con una herramienta rotativa (Dremel® mototool) usando un disco de 0.7 mm de diámetro. La columela de las conchas  $M_{adeq}$  se desgastó con una punta de diamante para pulir, mientras que las conchas  $H_{adeq}$  se seccionaron como se describió anteriormente, pero la estructura interna (columela) no se modificó. Las conchas se enjuagaron y secaron durante 24 h. Luego, las dos secciones de las conchas  $M_{adeq}$  y  $H_{adeq}$  se pegaron con silicón caliente y se secaron a temperatura ambiente durante 96 h. Las conchas se pesaron antes y después de estas manipulaciones.

La secuencia de preferencia de conchas se estimó como Arce y Alcaraz (2012). Las pruebas de elección ( $n = 18$ ) se realizaron en recipientes de plástico circulares de 10 cm de diámetro con 0.5 L de agua de mar aireada. Se colocaron las cuatro conchas con las aperturas orientadas hacia arriba y las conchas se golpearon en el fondo del recipiente para expulsar las burbujas de aire. Posteriormente, cada ermitaño desnudo se colocó dentro de un tubo de malla en el centro del contenedor. El cangrejo ermitaño se liberó del tubo después de 60 min y se dejó durante 24 h en el contenedor. La concha ocupada después de 24 h se registró como la concha preferida, respecto

a las tres conchas restantes. Posteriormente, se colocó una pinza de cabello (Goody; 1.5 x 1.5 cm, 1.6 g) en el ápice de la concha ocupada para motivar a los cangrejos ermitaños a seleccionar una concha diferente durante las siguientes 24 h. La pinza de cabello aumenta el peso de la concha y cambia su centro de masa, lo que altera la capacidad de maniobrar de los ermitaños durante la locomoción y estimula al cangrejo a elegir y ocupar otra concha (Arce & Alcaraz 2012). La siguiente concha ocupada por el cangrejo ermitaño fue clasificada como el número dos. La concha vacía con la pinza de cabello (la primera opción) se retiró del recipiente. El procedimiento se repitió hasta que se asignó una jerarquía a cada una de las cuatro conchas. Al final de los experimentos, los cangrejos se liberaron en el sitio de recolección con conchas adecuadas.

### Combates

La importancia de la columela en el éxito durante el ataque se evaluó comparando a atacantes ocupando conchas con columela intacta *vs.* con columela modificada y el éxito durante la defensa comparando defensores ocupando conchas con columela intacta *vs.* modificada (Figura 3). Los cangrejos ermitaños se forzaron a abandonar sus conchas rompiendo la concha como se describió en la sección anterior. Los cangrejos se sexaron, se midió su cefalotórax y la longitud de su quela (vernier digital;  $\pm 0.01$  mm) y se pesaron con una balanza (OHAUS;  $\pm 0.01$  g). En los experimentos solo se utilizaron machos ( $n = 120$ ).



**Figura 3.** Esquema que muestra los tres grupos experimentales para probar la importancia de la columela en el éxito del atacante (izquierda) y el defensor (derecha), en comparación con un grupo control en el que ambos individuos ocuparon conchas con una columela intacta (centro). El grupo control se utilizó como línea de base (intercepto) en el modelo estadístico para evaluar la influencia del tipo de concha en el éxito de los atacantes y defensores; las comparaciones estadísticas se muestran con líneas discontinuas. El papel de los atacantes se estableció dando a los cangrejos conchas subóptimas (50% del peso preferido) y el papel de los defensores asignando a los cangrejos una concha del tamaño preferido (concha óptima).

Se parearon cangrejos de tamaño similar en cada combate. Los dos cangrejos en cada combate tuvieron una diferencia de peso relativo (RWD) de menos del 10%, calculado como Arnott & Elwood (2007):  $RWD = 1 - (\text{peso del cangrejo pequeño} / \text{peso del cangrejo grande})$ . Los cangrejos se asignaron aleatoriamente como atacantes y defensores lanzando una moneda. El papel de atacante se estableció asignándole al cangrejo desnudo una concha ajustada (como se describe en la sección anterior), que fue la concha menos preferida de acuerdo con las pruebas de preferencia. El papel de defensor se estableció dándole al cangrejo una concha de su peso preferido (tamaño adecuado).

Cada par de animales se asignó aleatoriamente a tres grupos experimentales (Figura 3) tirando un dado: a) atacante en concha modificada: atacante en una concha modificada vs. defensor en una concha con columela ( $n = 20$ ), b) control: atacante y defensor en conchas con columela ( $n = 20$ ), y c) defensor en concha modificada: defensor en una concha modificada vs. atacante en una concha con columela ( $n = 20$ ). Las conchas se enjuagaron con agua de mar limpia antes de ofrecerlas a los cangrejos ermitaños. Cada cangrejo se aisló con su nueva concha en recipientes individuales (2 L) con aireación constante a  $27^\circ \text{C}$  durante las 24 h previas al combate.

Los combates se realizaron en una arena experimental de plástico opaco de 9 cm de diámetro (0.5 L) y una capa de arena limpia de 1 cm de profundidad. La arena se sumergió en un tanque

más grande (20 L) con agua de mar a 27 ° C y aireación constante. La pareja de cangrejos se colocó en la arena, separados por una barrera acrílica negra sellada que impedía el contacto químico, físico y visual entre ellos. Después de 60 min, se retiró la barrera y se permitió que los cangrejos interactuaran durante 24 h. El período de interacción se grabó en video para su posterior análisis.

Las variables que se cuantificaron a partir de los videos fueron: 1) duración del combate, definido como la suma del tiempo dedicado a realizar actividades agonísticas, desde que los oponentes alinean las aperturas de sus conchas y el atacante inserta uno o ambos quelípedos dentro de la concha del defensor, hasta que el atacante desalojó al defensor o se rindió sin efectuar un desalojo; 2) el número de series de golpes, definido como el número de episodios en donde el atacante sujeta y golpea su propia concha contra la del defensor; 3) el número total de golpes, definido como el número total de golpes que el atacante da al defensor durante todas las series de golpes; y 4) despojo, en los que el atacante obtiene la concha de su oponente (Gherardi, 2006). Al final del período de interacción de 24 h, se proporcionó a los cangrejos una concha adecuada y se devolvieron al sitio de recolección.

## **Estadística**

Los análisis se realizaron en R v.3.6.2 (R Core Team, 2020). El peso de los animales y la diferencia relativa de peso (RWD) de los oponentes de los tres grupos experimentales se compararon con análisis de varianza de una vía.

El efecto de la arquitectura interna de las conchas en el éxito de combate se probó mediante un análisis de regresión logística binomial. El grupo experimental (atacantes en concha modificada, control y defensor en concha modificada), la duración del concurso, el número de series de ataques de rap y el número total de golpes como variables predictoras. El grupo control

se estableció como línea de base (intercepto) para comparar el éxito de atacantes y defensores que ocupan conchas con columela reducida y conchas con columela intacta. El establecimiento del grupo control como referencia en lugar de la comparación directa del éxito en combate de atacantes y defensores, evitó la confusión de efectos asociados con los diferentes ajustes de concha asignados para motivar a los atacantes a obtener una nueva concha (concha de talla apretada) y a los defensores a mantener su concha original (concha de talla adecuada). Los individuos que no despojaron a sus oponentes se codificaron como cero, y los individuos que lograron el despojo como uno. El modelo global incluyó efectos interactivos entre variables.

El modelo cumplió con los supuestos necesarios para la regresión logística binomial: independencia de variables, linealidad de variables independientes y log odds (evaluada a través de una inspección visual de las relaciones lineales entre las variables predictoras y el logit de los resultados) y ausencia de multicolinealidad. El criterio utilizado para considerar ausencia de multicolinealidad se estableció a través de un valor de correlación de Pearson  $< 0.5$  y un factor de inflación de varianza (VIF)  $< 10$ .

La devianza explicada o pseudo  $R^2$  del modelo global se utilizó como medida de ajuste (Zuur *et al.*, 2009). Posteriormente, se realizó un proceso de selección de modelo “backward” utilizando la función “drop1” (prueba de chi-cuadrado; paquete R “stats”), el cual calcula la razón de verosimilitud y los valores  $P$  para todos los términos individuales, ajusta esos modelos y calcula los cambios en el ajuste. El “mejor modelo” se elige eliminando secuencialmente los términos menos significativos en cada iteración, hasta llegar a un modelo reducido que contiene solo términos e interacciones significativas (Ekstrøm & Sørensen, 2015).

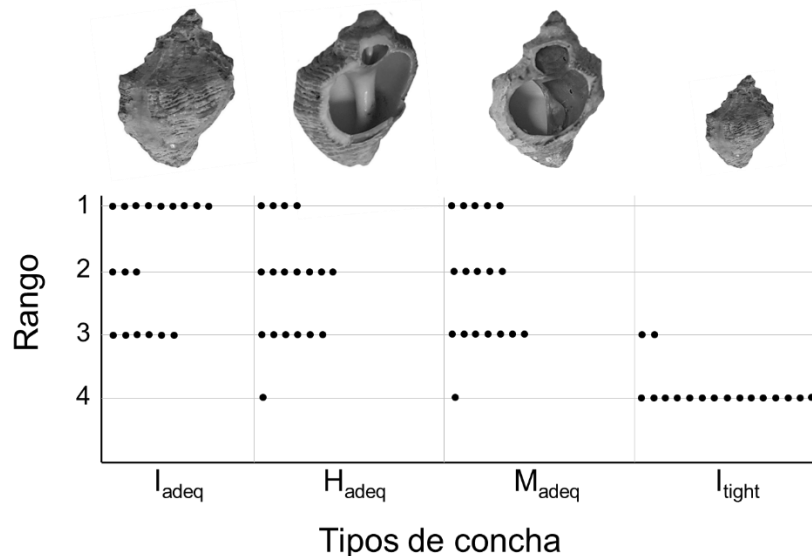
La duración del combate entre ganadores y perdedores que ocupaban conchas modificadas vs. intactas durante el ataque y la defensa se comparó utilizando pruebas de análisis de varianza

bifactorial. Se realizaron pruebas de comparaciones múltiples (Tukey) para todas las variables significativas. El supuesto de normalidad de los datos y homocedasticidad de las varianzas se verificó mediante análisis gráfico de residuales.

## RESULTADOS

### Experimento de preferencia

Las conchas  $H_{\text{adeq}}$  ( $\bar{X} = 1.51 \text{ g} \pm 0.11 \text{ s.e.}$ ) fueron 3% menos pesadas debido al desgaste de la columela ( $M_{\text{adeq}}$ ;  $\bar{X} = 1.46 \text{ g} \pm 0.11 \text{ s.e.}$ ). Los cangrejos ermitaño mostraron una secuencia de preferencia consistente por diferentes tipos de conchas (Kendall:  $W = 0.51$ ; Friedman:  $\chi^2_{16,3} = 24.37$ ,  $p < 0.001$ ; Figura 4). No existió diferencia en la preferencia por los tres tipos de conchas de tamaño adecuado ( $I_{\text{adeq}}$ ,  $H_{\text{adeq}}$ ,  $M_{\text{adeq}}$ ). Sin embargo, los ermitaños seleccionaron consistentemente las conchas  $I_{\text{tight}}$  como última opción (Nemenyi:  $p < 0.01$ ; Figura 4).



**Figura 4.** Secuencia de preferencia por conchas de *S. biserialis* de diferente tamaño y configuración interna por 18 cangrejos ermitaños. Los círculos muestran el número de veces que se eligió cada tipo de concha de la primera a la cuarta opción cuando los cuatro tipos de concha se presentaron simultáneamente.  $I_{\text{adeq}}$  = conchas intactas de tamaño adecuado (sin manipular),  $H_{\text{adeq}}$  = conchas manipuladas de tamaño adecuado (seccionadas y reensambladas con la columela intacta),  $M_{\text{adeq}}$  = concha modificada del tamaño adecuado (seccionada y reensamblada, con el

último verticilo de la columela eliminado), y  $I_{\text{tight}}$  = concha intacta con un ajuste adecuado para el cangrejo ermitaño (sin manipular, 50% más pequeño que la concha de tamaño adecuado).

### Combates

El peso de los cangrejos ermitaño fue similar entre los tres grupos experimentales (atacantes en conchas modificadas, control y defensores en conchas modificadas;  $\bar{X} = 0.22\text{g} \pm 0.01$  s.e.;  $F_{2, 120} = 0.25$ ,  $P = 0.78$ ), al igual que la diferencia relativa de peso (RWD) de los oponentes ( $F_{2, 60} = 0.75$ ,  $P = 0.47$ ). Aunque todos los cangrejos se dejaron interaccionar durante 24 h, todos los combates finalizaron en menos de 2 h (Tabla 1).

**Tabla 1.** Promedio de golpes totales, número de series de golpes y duración del combate de atacantes y defensores exitosos entre los diferentes grupos experimentales. N = número de eventos.

El error estándar se muestra entre paréntesis.

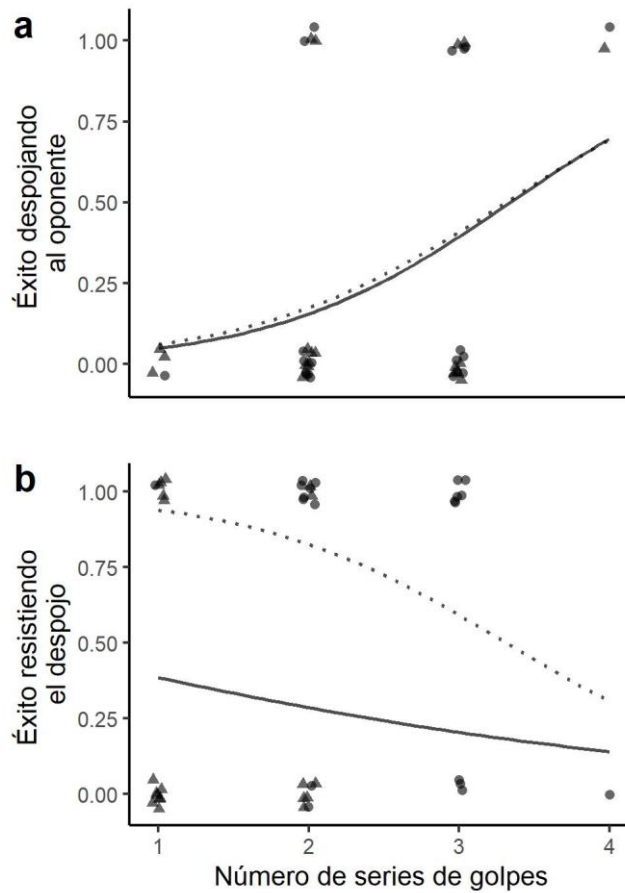
Grupo experimental	Resultado del combate	N	Golpes totales	Series de golpes	Duración del combate (min)
Atacantes en conchas modificadas	Ganadores (despojaron)	5	50.40 (3.29)	2.8 (0.38)	20.33 (2.71)
	Perdedores (no despojaron)	15	45.73 (3.14)	2.13 (0.19)	11.66 (1.16)
Control	Atacante gana (ocurre despojo)	6	49.33 (7.1)	2.83 (0.31)	17.23 (2.03)
	Defensor gana (no ocurre despojo)	14	41.43 (3.24)	2.36 (0.17)	10.55 (1.04)
Defensores en conchas modificadas	Ganadores (sin despojar)	7	39.86 (4.10)	1.71 (0.19)	8.88 (1.14)
	Perdedores (despojados)	13	35.54 (2.50)	1.38 (0.14)	3.71 (0.61)

El modelo global que evaluó la influencia del tipo de concha en el éxito del combate explicó el 68.69% de devianza. El éxito del combate no se explicó por el número total de golpes (GLM;

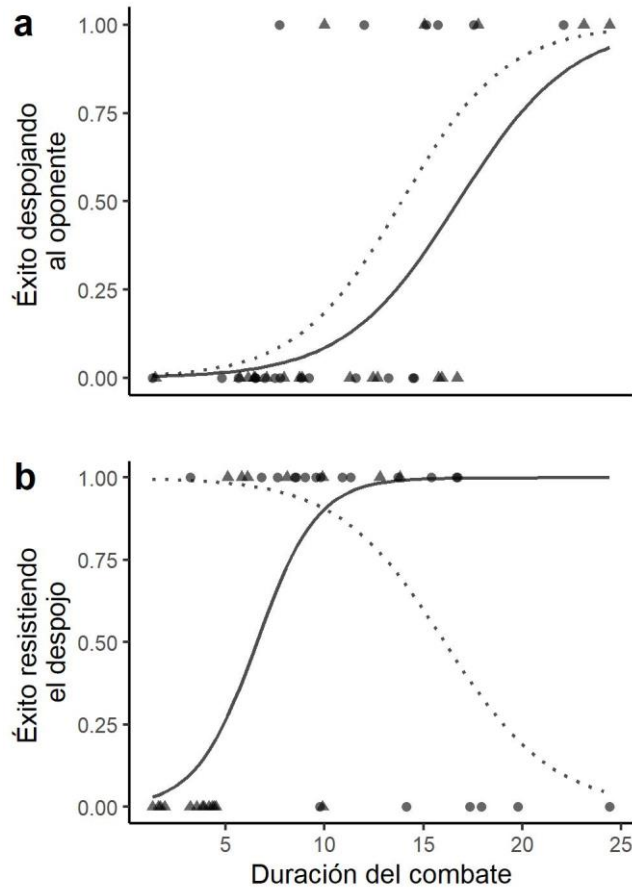
$\chi^2 = 0.13$ ;  $P = 0.71$ ), o el RWD (GLM;  $\chi^2 = 0.11$ ;  $P = 0.74$ ). El tipo de concha influyó en el éxito de los atacantes y defensores de manera diferencial (GLM; grupo experimental,  $\chi^2 = 41.61$ ;  $P < 0.001$ ); el éxito de los atacantes para despojar a sus oponentes no dependió del tipo de concha ocupada (control vs. atacantes en conchas modificadas; Tukey,  $P = 0.90$ ). Los atacantes en conchas con columela intacta (control) despojaron a un número similar de oponentes (30% tuvieron éxito) que aquellos ocupando conchas con una columela reducida (25% tuvieron éxito; Tabla 1). Por el contrario, el éxito de los defensores dependió del tipo de concha ocupada (control vs. defensores en conchas modificadas; Tukey,  $P = 0.04$ ). Los defensores en conchas con la columela intacta (control) presentaron una mayor probabilidad de evitar el despojo (70% de éxito) que aquellos ocupando conchas con una columela reducida (35% de éxito; Tabla 1).

El éxito del combate se explicó por el número de series de golpes (GLM;  $\chi^2 = 5.47$ ;  $P = 0.02$ ), la duración del combate (GLM;  $\chi^2 = 9.32$ ;  $P < 0.01$ ) y la interacción entre el grupo experimental y la duración del combate. (GLM;  $\chi^2 = 24.59$ ;  $P < 0.001$ ). El éxito de los atacantes para despojar a sus oponentes se explicó por el número de series de golpes ( $\chi^2 = 6.09$ ;  $P = 0.01$ ; Figura 5a) y la duración del combate ( $\chi^2 = 17.10$ ;  $P < 0.001$ ; Figura 6a). El incremento en el número de series de golpes y el tiempo que los atacantes pasaron realizando comportamientos agonísticos aumentaron la probabilidad de que despojaran a sus oponentes. La duración del combate fue similar para los atacantes que lograron un despojo (ganadores) y los que no lo hicieron (perdedores) en conchas con columela intacta vs. reducida (ANOVA de dos vías,  $F_{3, 36} = 0.77$ ,  $P = 0.39$ ; Tabla 1).





**Figura 5.** Probabilidad de los atacantes de despojar a un oponente (a) y probabilidad de los defensores de resistir un despojo por parte de los defensores (b) en conchas modificadas (triángulos, líneas continuas) e intactas (control; círculos, líneas punteadas) en función del número de series de golpes. El número de series de golpes explicó el éxito de los atacantes para lograr el despojo (a;  $P = 0.01$ ), pero no explicó el éxito de los defensores de resistir el despojo (b;  $P = 0.31$ ).



**Figura 6.** Probabilidad de los atacantes de despojar a un oponente (a) y probabilidad de los defensores de resistir un despojo (b) en conchas modificadas (triángulos, líneas continuas) e intactas (control; círculos, líneas punteadas) en función de la duración del combate. El término de la interacción fue significativo en (b), como se muestra por la tendencia opuesta a las curvas de predicción para los defensores en conchas modificadas vs. el control.

El éxito de los defensores en la defensa de sus conchas modificadas no dependió del número de series de golpes ( $\chi^2 = 1.03$ ;  $P = 0.31$ ; Figura 5b). Sin embargo, el éxito de los defensores se vio afectado por la duración del combate ( $\chi^2 = 8.43$ ;  $P < 0.01$ ; Figura 6b) y la interacción entre el tipo de concha ocupada y la duración del combate ( $\chi^2 = 20.29$ ;  $P < 0.001$ ; Figura 6b). La diferencia en

la duración del combate entre los defensores que retuvieron su concha (ganadores) y los que no (perdedores) dependió del tipo de concha que ocupaban, es decir, la interacción del grupo experimental con el resultado (ganador o perdedor) fue significativa ( $F_{3, 36} = 23.85$ ,  $P < 0.001$ ). Entre los defensores en conchas con una columela intacta (grupo de control), la duración del combate fue mayor para los perdedores que para los ganadores ( $\bar{X} = 17.23 \text{ min} \pm 2.03 \text{ s.e.}$ ,  $\bar{X} = 10.55 \text{ min} \pm 1.04 \text{ s.e.}$ , respectivamente; Tukey,  $P < 0.01$ ). Por el contrario, en los defensores que ocupaban conchas con la columela reducida, la duración del combate fue más corta entre los perdedores que entre los ganadores ( $\bar{X} = 3.71 \text{ min} \pm 0.61 \text{ s.e.}$ ,  $\bar{X} = 8.88 \text{ min} \pm 1.14 \text{ s.e.}$ , respectivamente; Tukey,  $P = 0,02$ ; Tabla 1). Entre los ganadores del combate, la duración del combate fue similar entre los individuos ocupando conchas con la columela intacta y con columela reducida ( $\bar{X} = 9.97 \text{ min} \pm 0.82 \text{ s.e.}$ ; Tukey,  $P = 0.71$ ), pero entre los perdedores, la duración del combate fue más corta aquellos que ocupaban conchas con columela reducida que intacta ( $\bar{X} = 3.71 \text{ min} \pm 0.61 \text{ s.e.}$ ,  $\bar{X} = 17.23 \text{ min} \pm 2.03 \text{ e.e.}$ , respectivamente; Tukey,  $P < 0.001$ ; Tabla 1).

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio mostraron que el mismo recurso puede conferir beneficios diferentes a los atacantes y a los defensores. En los cangrejos ermitaños, la estructura interna de la concha (columela) otorgó a los defensores, pero no a los atacantes, una ventaja durante las interacciones agonísticas. Específicamente, los defensores de conchas con una columela artificialmente reducida fueron despojados con más frecuencia y más rápido que los defensores de conchas con una columela intacta. Por el contrario, la reducción de la columela no afectó el éxito de los atacantes para despojar a un defensor.

El valor que los individuos otorgan a un recurso impulsa la motivación para combatir y determina el resultado de la contienda (Enquist & Leimar, 1987). La preferencia de los cangrejos ermitaños por diferentes conchas es un reflejo del valor que asignan a cada una de ellas. *Calcinus californiensis* prefiere las conchas de *S. biserialis* sobre *N. scabricosta* (Arce & Alcaraz, 2012). Varias características difieren entre estas dos especies de conchas, pero la configuración interna es probablemente una de las más importantes; *N. scabricosta* carece de columela como consecuencia de la reabsorción de las paredes internas durante su ontogenia (Ponder & Lindberg, 1997). En este estudio, los cangrejos ermitaños combatieron en conchas de *S. biserialis* manipuladas que fueron seccionadas, modificadas y reensambladas (con la columela reducida artificialmente), por lo que es posible que el sesgo en el resultado de los combates se debiera a asimetrías motivacionales, en donde los ermitaños combaten con más intensidad para mantener el recurso más valioso (una concha con columela intacta), y no al efecto de la columela per se. Sin embargo, si *C. californiensis* asignara un mayor valor a las conchas manipuladas (columela intacta) sobre las conchas manipuladas (columela reducida), habríamos esperado que esto se revelara durante la prueba de preferencia, el cual no fue el caso. El único tipo de concha que fue discriminado en esos ensayos fueron las conchas relativamente más pequeñas (ajuste apretado), mientras que las conchas intactas ( $I_{adeq}$ ), las seccionadas con la columela intacta ( $H_{adeq}$ ) y las modificadas con la columela desgastada ( $M_{adeq}$ ) de tamaño adecuado fueron igualmente preferidas. Si bien la reducción de la columela no cambió significativamente el peso de las conchas en relación con las manipuladas (3%), la reducción de la columela podría modificar otras características de la concha (por ejemplo, volumen interno, centro de masa), pero nuevamente, *C. californiensis* no discriminó entre las tres conchas de tamaño adecuado.

En otros estudios, los cangrejos ermitaños han mostrado preferencia por las conchas intactas frente a las modificadas artificialmente. Por ejemplo, *Pagurus longicarpus* prefiere las conchas intactas a las conchas cuyo peso y centro de gravedad han sido modificados (Conover, 1978) y a las conchas perforadas artificialmente (Pechenik & Lewis, 2000), mientras que *Pagurus bernhardus* prefiere las conchas no manipuladas y evita las conchas con arena adherida en el interior (Arnott & Elwood, 2007). La evitación de conchas perforadas artificialmente por *P. longicarpus* se explicó por una mayor vulnerabilidad a la depredación y el estrés osmótico (Pechenik *et al.*, 2001), mientras que en *P. bernhardus* se relacionó con el daño que la arena podría causar por abrasión al abdomen blando (Arnott & Elwood, 2007). En contraste, las conchas utilizadas en este estudio tenían paredes internas lisas, y la columela reducida es un rasgo común entre las especies de conchas frecuentemente ocupadas por cangrejos ermitaños en la naturaleza (*e.g.*, *Neritimorpha*; Ponder & Lindberg, 1997; Arce & Alcaraz, 2011). Dado que *C. californiensis* aparentemente otorgó un valor similar a los tres conchas de tamaño adecuado (intactos, seccionadas con y sin columela), los atacantes (todos en un concha de tamaño pequeño y menos preferido) deberían estar igualmente motivados para obtener un recurso de tamaño adecuado, y los defensores deberían estar igualmente dispuestos a defender su concha de tamaño adecuado, independientemente de su estructura interna. Debido a lo anterior, se puede descartar la explicación de la motivación diferencial y asumir que las diferencias en los resultados de los combates se deben a los efectos de la estructura interna de la concha con el RHP de los oponentes.

La reducción de la columela no afectó el éxito del combate de los atacantes, pero disminuyó la capacidad de los defensores para resistir el despojo. El combate por conchas es una actividad asimétrica para los atacantes y los defensores, ya que utilizan diferentes maniobras físicas. El atacante desplaza su cuerpo hacia adelante para sujetar al defensor, mientras que el defensor se

encuentra completamente retraído en su concha (Alcaraz & Jofre, 2017). El atacante luego golpea su concha en una serie golpes (Hardy & Briffa, 2013). Este movimiento hacia adelante se acompaña de una contracción tónica que aumenta la rigidez del abdomen, que funciona como un esqueleto hidrostático, haciendo que los pereiópodos entren en contacto con el techo de la concha, permitiendo al cangrejo controlar los movimientos de la concha (Chapple, 1969, 2012). La maniobra de ataque obliga al cangrejo ermitaño a desenvolver su abdomen de la columela, similar al desplazamiento que ocurre al caminar (Chapple, 1973, 2012). Así, dado que normalmente el atacante no se sujeta activamente de la columela durante estas maniobras, no es de extrañar que la reducción de la columela no afectó la habilidad de los atacantes de ejecutar series de golpes, ni de despojar a sus oponentes.

En el grupo de cangrejos en donde se probó el efecto de la columela en el ataque, los atacantes, cuanto más tiempo pasó el atacante intentando despojar al defensor y cuanto mayor fue el número de series de golpes, mayor fue la probabilidad de despojar a su oponente. La cantidad de energía destinada parece ser un determinante para la decisión de los atacantes de persistir en el combate en *C. californiensis*, como se ha descrito en otras especies de cangrejos ermitaños (*e. g.*, *P. bernhardus*; Briffa & Elwood, 2002).

Los defensores que ocupaban una concha con una columela reducida la abandonaron antes y con mayor frecuencia que los defensores de conchas con una columela intacta. Durante el combate, los defensores se retraen en sus conchas, por lo que un segmento relativamente largo de su abdomen envuelve la columela, de manera similar a cuando están dentro del concha descansando (Krans & Chapple, 2005). Los resultados de este estudio sugieren que los cangrejos ermitaños que usan conchas modificadas no pueden sujetarse con tanta firmeza como los que tienen conchas intactas. Los defensores en conchas sin columela fueron desalojados con relativa facilidad, aun

cuando que antes ocupaban conchas de *Nerita*, que naturalmente carecen de columela. Nuestros resultados muestran que los cangrejos ermitaños no desarrollan la capacidad de compensar la falta de una columela cuando defienden una concha, lo que sugiere que el uso de conchas sin columela es desventajoso durante los combates.

El tiempo dedicado a realizar conductas agonísticas antes de ganar o darse por vencido fue un factor importante para explicar el éxito del combate para los defensores y atacantes en las conchas modificadas. En el grupo de atacantes probados en conchas con columela reducida, cuanto más tiempo pasó en el combate y mayor fue el número de series de golpes, mayor fue la probabilidad de despojar con éxito al defensor. Los modelos de evaluación de combates comúnmente evalúan la relación entre la duración de la competencia y el RHP del individuo (*e. g.*, masa corporal; Taylor & Elwood, 2003) para probar si los oponentes usan información sobre su oponente para tomar decisiones durante el combate (estrategias de evaluación) como iniciar, escalar, o renunciar a una pelea. En este estudio, los cangrejos se parearon por talla, y ninguna de las variables incluidas explicó el resultado del combate; por lo tanto, no pudimos evaluar el tipo de estrategia de evaluación que siguen los atacantes. Sin embargo, parece que los umbrales de gasto energético determinan la decisión de persistir dando series de golpes, como se ha descrito en otras especies de cangrejos ermitaños (*e.g.*, *P. bernhardus*; Briffa & Elwood, 2002).

Para los defensores de conchas, el estado de la columela fue el factor principal que influyó en la probabilidad de retener con éxito sus conchas. Por lo tanto, utilizamos el tipo de concha como un recurso correlacionado con el RHP, en lugar de la masa corporal (como hacen varios autores; ver Chapin *et al.* 2019), para evaluar el tipo de estrategia realizada por los defensores. La duración media de la interacción agonística fue más corta para los perdedores (cangrejos ermitaños despojados) en conchas que confieren un RHP bajo (columela reducida) que para aquellos en

conchas que confieren un RHP alto (columela intacta), mientras que en los defensores que retuvieron sus conchas (ganadores), la duración de la interacción agonística no fue influenciada por el estado de la columela. Los investigadores a menudo usan una correlación entre la asimetría de RHP y la duración del combate para distinguir la estrategia de evaluación mutua (MA) de la estrategia de autoevaluación (SA), pero esto podría llevar a conclusiones engañosas. Una buena forma de distinguir entre estos modelos es correlacionar el RHP con la duración del combate para ganadores y perdedores por separado. En los modelos de SA, la duración del combate depende principalmente del individuo más débil (perdedores; Taylor & Elwood, 2003). Por lo tanto, en este caso, parece que los defensores están usando solo la información sobre su propia capacidad de combate, determinada por la concha que ocupan, y no la información sobre sus oponentes, para decidir cuándo abandonar la pelea.

Tanto la obtención como la posesión de un recurso pueden ser componentes críticos de la aptitud para muchos animales (Figler *et al.*, 2005). Hasta donde sabemos, este es uno de los pocos estudios para evaluar la influencia directa de un recurso específico en la probabilidad de éxito tanto en atacantes como en defensores. Nuestros resultados muestran que en los combates en los que los actores desempeñan diferentes roles, un recurso específico puede diferir en el beneficio de RHP que brinda a cada oponente, por ejemplo, beneficiando al individuo que tiene ese recurso cuando realiza un rol, pero no el otro. Por tanto, nuestro estudio apoya la afirmación de Fayed *et al.* (2008), quien destaca la relevancia de los recursos que sesgan el resultado del combate independientemente de la motivación (*e. g.*, Takahashi *et al.*, 2001; Funakoshi, 2005). Los estudios sobre RHP correlacionados con los recursos son especialmente atractivos en animales como los cangrejos ermitaños, donde los atacantes y defensores llevan una variedad de combinaciones de



tipos, tamaños y especies de conchas durante un combate, lo que aumenta la complejidad de predecir los resultados de estas interacciones.

## REFERENCIAS

- Alcaraz, G. & E. Arce, 2017. Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: Tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos* 1–9.
- Alcaraz, G., C.E. Chávez-Solís & K. Kruesi, 2015. Mismatch between body growth and shell preference in hermit crabs is explained by protection from predators. *Hydrobiologia* 743: 151–156.
- Alcaraz, G. & K.N. García-Cabello, 2017. Feeding and metabolic compensations in response to different foraging costs. *Hydrobiologia* 787: 217–227.
- Alcaraz, G. & G.I. Jofre, 2017. Aggressiveness compensates for low muscle strength and metabolic disadvantages in shell fighting: an outcome of the individual's past. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 1–11.
- Alcaraz, G., B. Toledo & L. Burciaga, 2020. The energetic costs of living in the surf and impacts on zonation of shells occupied by hermit crabs. *The Journal of Experimental Biology* 223: 1–11.
- Arce, E. & G. Alcaraz, 2011. Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina* 75: 121–128.
- Arce, E. & G. Alcaraz, 2012. Shell preference in a hermit crab: Comparison between a matrix of paired comparisons and a multiple-alternative experiment. *Marine Biology* 159: 853–862.
- Arce, E. & G. Alcaraz, 2013. Plasticity of shell preference and its antipredatory advantages in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology* 91: 321–327.
- Arnott, G. & R.W. Elwood, 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.
- Arnott, G. & R.W. Elwood, 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, 76: 529–542.
- Arnott, G. & R.W. Elwood, 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour* 77: 991–1004.
- 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., 1981. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana* 40: 197–205.
- Blackstone, N.W., 1985. The effects of shell size and shape on growth and form in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *The Biological Bulletin* 168: 75–90.
- Briffa, M., 2013. Contests in crustaceans: assessments, decisions and their underlying mechanisms. In Hardy, I.C. & M. Briffa (eds), *Animal contests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 86–112.
- Briffa, M. & R.W. Elwood, 2000. Analysis of the finescale timing of repeated signals: Does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour* 59: 159–165.
- Briffa, M. & R.W. Elwood, 2002. Power of shell-rapping signals influences physiological costs and subsequent decisions during hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 2331–2336.
- Burciaga, L.M., 2017. Toma de decisiones y resolución del combate en el cangrejo ermitaño *Calcinus*

*californiensis*. PhD thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Chapin, K.J., P.E.C. Peixoto & M. Briffa, 2019. Further mismeasures of animal contests : a new framework for assessment strategies. *Behavioral Ecology* 30: 1177–1185.
- Chapman, M.G., 1995. Spatial patterns of shell shape of three species of co-existing littorinid snails in new south wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 141–162.
- Chapple, W.D., 1969. Postural control of shell position by the abdomen of the hermit crab, *Pagurus pollicarus*. III. Analysis of movements and calculations of forces exerted by the muscles. *Journal of Experimental Zoology* 171: 417–424.
- Chapple, W.D., 1973. Role of the abdomen in the regulation of shell position in the hermit crab *Pagurus pollicarus*. *Journal of Comparative Physiology* 82: 317–332.
- Chapple, W.D., 1993. Dynamics of reflex cocontraction in hermit crab abdomen: Experiments and a systems model. *Journal of Neurophysiology* 69: 1904–1917.
- Chapple, W.D., 2012. Kinematics of walking in the hermit crab, *Pagurus pollicarus*. *Arthropod Structure and Development* 41: 119–131.
- Conover, M.R., 1978. The importance of various shell characteristics to the shell-selection behavior of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32: 131–142.
- Doake, S. & R.W. Elwood, 2011. How resource quality differentially affects motivation and ability to fight in hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 567–573.
- Dowds, B.M. & R.W. Elwood, 1983. Shell wars: Assessment strategies and the timing of decisions in hermit crab shell fights. *Behaviour* 85: 1–24.
- Ekstrøm, C.T. & H. Sørensen, 2015. *Statistical data analysis for the life sciences*. CRC Press, London, UK.
- Elwood, R.W. & J.T.A. Dick, 1990. The amorous Gammarus: the relationship between precopula duration and size-assortative mating in *G. pulex*. *Animal Behaviour* 39: 828–833.
- Elwood, R.W., N. Marks & J.T.A. Dick, 1995. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology* 123: 431–434.
- Enquist, M. & O. Leimar, 1987. Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 127: 187–205.
- Fayed, S.A., M.D. Jennions & P.R.Y. Backwell, 2008. What factors contribute to an ownership advantage? *Biology Letters* 4: 143–145.
- Figler, M.H., G.S. Blank & H.V.S. Peeke, 2005. Shelter competition between resident male red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) and conspecific intruders varying by sex and reproductive status. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology Taylor & Francis* 38: 237–248.
- Funakoshi, S., 2005. Intraspecific and interspecific competition for larval nests of the caddisflies *Stenopsyche marmorata* and *Stenopsyche sauteri*. *Entomological Science* 8: 339–345.
- Gherardi, F., 2006. Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 500–510.
- Hurd, P.L. 2006. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology* 241: 639–648.
- Kemp, D.J. & C. Wiklund, 2001. Fighting without weaponry: A review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 429–442.

- Kokko, H., A.L. Sepulcre & L.J. Morrell, 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist* 167: 901–912.
- Koolhaas, J.M., C.M. Coppens, S.F. de Boer, B. Buwalda, P. Meerlo & P.J.A. Timmermans, 2013. The resident-intruder paradigm: a standardized test for aggression, violence and social stress. *Journal of Visualized Experiments* 77: e4367.
- Krans, J.L. & W.D. Chapple, 2005. Variability of motoneuron activation and the modulation of force production in a postural reflex of the hermit crab abdomen. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 191: 761–775.
- Leimar, O. & M. Enquist, 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 111: 475–491.
- Maynard Smith, J. & G.A. Parker, 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24: 159–175.
- Mowles, S.L., P.A. Cotton & M. Briffa, 2011. Flexing the abdominals: Do bigger muscles make better fighters? *Biology Letters* 7: 358–360.
- Parker, G.A., 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 47: 223–243.
- Pechenik, J.A., J. Hsieh, S. Owara, P. Wong, D. Marshall, S. Untersee & W. Li, 2001. Factors selecting for avoidance of drilled shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 262: 75–89.
- Pechenik, J.A. & S. Lewis, 2000. Avoidance of drilled gastropod shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus* at Nahant, Massachusetts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 253: 17–32.
- Ponder, W.F. & D.R. Lindberg, 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: An analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 83–265.
- R Core Team, 2020. R Core Team. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Signor, P.W.I. & W. k. Pieter, 1984. Functional significance of columellar folds in turritelliform gastropods. *Journal of Paleontology* 58: 210–216.
- Stutt, A. & P. Willmer, 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* 55: 1341–1347.
- Suárez-Rodríguez, M., K. Kruesi & G. Alcaraz, 2019. The shadow of the shell: a cue for a new home. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 1–5.
- Takahashi, M., N. Suzuki & T. Koga, 2001. Burrow defense behaviors in a sand-bubbler crab, *Scopimera globosa*, in relation to body size and prior residence. *Journal of Ethology* 19: 93–96.
- Taylor, P.W. & R.W. Elwood, 2003. The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour* 65: 1195–1202.
- Vermeij, G.J., 1978. Biogeography and adaptation: patterns of marine life. Harvard University Press.
- Yoshino, K. & S. Goshima, 2001. Functional roles of gastropod shells in the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of shell size and species on fitness. *Benthos Research* 56: 87–93.
- Zuur, A.F., E.N. Ieno, N.J. Walker, A.A. Saveliev & G.M. Smith, 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, USA.

# Capítulo III. Efecto en la fisiología y conducta de los ermitaños al despojarlos de su concha

## INTRODUCCIÓN

La toma de decisiones de los animales depende en gran medida de las experiencias anteriores y de la información obtenida a través de eventos pasados (García *et al.*, 2012; Yasuda *et al.*, 2015). A medida que las actividades son más exigentes o estresantes, los estados motivacionales y fisiológicos de los animales se tornan más acentuados y duraderos. Por ejemplo, la experiencia reciente basada en el atractivo de los machos sesga la calificación de la hembra del siguiente macho, mientras que el aumento de los costos de la selección de machos hace que las mujeres sean menos exigentes ("efecto del macho previo"; Bakker & Milinski, 1991). El alto costo de los combates en forma de lesiones y demandas energéticas inducen a que el efecto perdedor sea mayor (Briffa & Sneddon, 2007; Briffa *et al.*, 2015).

Los cangrejos ermitaños son organismos que comúnmente se emplean para probar hipótesis biológicas que difícilmente pueden probarse en otros grupos de animales. Aunque los animales de varios grupos biológicos pueden usarse como modelos para estudiar las relaciones agonísticas, los cangrejos ermitaños son únicos por varias razones. Estos anomurinos son fáciles de manipular y mantener en condiciones de laboratorio; son abundantes en la naturaleza, tienen armamentos bien definidos y prominentes, son combativos y fáciles de hacer luchar en condiciones de laboratorio (Briffa & Mowles, 2008). Además de todo lo anterior, el recurso principal por el que están dispuestos a competir son las unidades discretas en forma de conchas de gasterópodos, a partir de las cuales es relativamente fácil evaluar su valor intrínseco y relativo (Gherardi, 2006), y pueden desencadenar fácilmente encuentros agonísticos. Sin embargo, un problema con los cangrejos

ermitaños es la necesidad de extraer a los individuos de su concha para determinar su tamaño y sexo, ya sea antes o después de los experimentos.

Un método fácil, práctico y sin sufrimiento que obliga a los cangrejos ermitaños a abandonar su concha y cambiarse a una diferente es colocando una pinza para el cabello en la zona dorsal (Arce & Alcaraz, 2012). Este procedimiento aumenta significativamente el peso de la concha y modifica su centro de masa, haciendo que el caminar de los cangrejos ermitaños sea costoso e incómodo, forzando a los individuos a cambiarse "voluntariamente" a otro refugio (Arce & Alcaraz, 2012; Guillermina Alcaraz, Kruesi *et al.*, 2020). Sin embargo, algunos diseños experimentales requieren que los cangrejos ermitaños estén desnudos antes de comenzar los experimentos, mientras que otros requieren sacar a los cangrejos de su concha para medirlos después de los experimentos. Algunos de los procedimientos utilizados para obligar a los cangrejos a abandonar su concha son mediante la inducción de estrés osmótico sumergiendo a los individuos brevemente en agua dulce tibia (35 °C; Vance, 1972; Scully, 1979), a través del uso de descargas eléctricas de intensidad gradualmente creciente (*e. g.*, Elwood & Appel, 2009), sin embargo, las más utilizadas son el calentamiento gradual del ápice del concha con pistolas de calor (Fotheringham, 1976; Guillermina Alcaraz & Kruesi, 2009) y el rompimiento de la concha usando una prensa (Fotheringham, 1976; Arnott & Elwood, 2009; Tabla 2).

Tabla 2. Principales procedimientos reportados en la literatura para obligar a los cangrejos ermitaños a abandonar su concha.

<b>Método de extracción</b>	<b>Tema de la investigación</b>	<b>Referencia</b>		
<b>Prensa</b>	Personalidad	Bridger & Briffa, 2015. Briffa <i>et al.</i> , 2008. Bridger <i>et al.</i> , 2015.		
	Depredación	Arce & Alcaraz, 2013.		
	Conducta agonística		Elwood <i>et al.</i> , 2006. Tricarico & Gherardi, 2007. Turra & Gorman, 2014. Arnott & Elwood, 2007. Briffa & Fortescue, 2017. Briffa & Dallaway, 2007. Briffa <i>et al.</i> , 1998. Elwood & Stewart, 1985. Briffa & Elwood, 2002. Mowles <i>et al.</i> , 2010. Lane & Briffa, 2020. Briffa & Elwood, 2007. Neil, 1985. Arnott & Elwood, 2007. Briffa & Twyman, 2010. Briffa & Dallaway, 2007. Tricarico & Gherardi, 2006. Elwood <i>et al.</i> , 2006. Courtene-Jones & Briffa, 2014. Billock & Dunbar, 2008. De la Haye <i>et al.</i> , 2011. Briffa & Elwood, 2001. Dowds & Elwood, 1985. Arnott & Elwood, 2010. Neil & Elwood, 2010. Briffa & Williams, 2006.	
		Ocupación y preferencia		Fotheringham, 1976. Elwood <i>et al.</i> , 1979. Elwood & Appel 2009. Yoshino <i>et al.</i> , 2002. Yoshino <i>et al.</i> , 1999. Wilber, 1990. Fotheringham, 1980.
			Conducta agonística	
Ocupación y preferencia				
<b>Pistola de calor</b>				

		Arce & Alcaraz, 2011. Arce & Alcaraz, 2012. Flores Aguirre, 2012. Guerrero-Montes de Oca, 2015.
<b>Pistola de calor</b>	Ocupación y preferencia	Suárez <i>et al.</i> , 2019. Alcaraz & Kruesi, 2017. Alcaraz & Arce, 2017. Alcaraz <i>et al.</i> , 2014. Argüelles <i>et al.</i> , 2010. Alcaraz & Kruesi, 2009. Bertness, 1981. Bertness, 1980.
	Metabolismo	Alcaraz & Kruesi, 2012. Alcaraz <i>et al.</i> , 2020.
	Personalidad	Alcaraz & García-Cabello, 2016. Chávez-Solís & Alcaraz, 2015.
<b>Soldador caliente</b>	Preferencia y ocupación	Fotheringham, 1976. Côté <i>et al.</i> , 1998.
<b>Llama Bunsen</b>	Preferencia y ocupación	Liszka & Underwood, 1990. Hahn, 1998.
	Biología reproductiva	Hess & Bauer, 2002.
<b>Bombilla de 60W</b>	Ocupación y preferencia	Mitchell, 1976.
<b>Agua a 35 °C</b>	Ocupación y preferencia	Scully, 1979. Chase <i>et al.</i> , 1988.
<b>Tirando de ellos</b>	Ocupación y preferencia	Rotjan <i>et al.</i> , 2004. Bulinski, 2007.
	Conducta agonística	Hazlett, 2010. Bach <i>et al.</i> , 1976. Bertness, 1981. Bertness, 1980.
<b>No específica</b>	Ocupación y preferencia	McClintock, 1985. Pechenik <i>et al.</i> , 2001. Angel, 2000.
	Depredación	Rittschof & Hazlett, 1997.
	Biología reproductiva	Asakura, 1995. Wilber, 1989.

Los estímulos nocivos, como la presión mecánica y las altas temperaturas, pueden dañar los tejidos de los cangrejos ermitaños (Sneddon *et al.*, 2018). Los animales suelen responder a factores nocivos mostrando respuestas defensivas inmediatas (nocifensivas) que se activan al detectar estímulos potencialmente dañinos o que pueden causar dolor. El dolor se puede definir como: “Una



experiencia sensorial y emocional desagradable asociada con daño tisular real o potencial” (Asociación Internacional para el Estudio del Dolor (IASP); Raja *et al.*, 2020). Los animales de muchos grupos biológicos, incluidos peces, insectos, arañas, gasterópodos, cefalópodos y crustáceos, presentan dolor (“pain sytem”, Sneddon, 2015; Broom, 2016; Crook, 2021), aunque que no se pueda asegurar de que el dolor sea percibido de la misma manera que los humanos (Kemp & Lachance, 2015). Sorprendentemente, la evidencia reciente ha demostrado que los crustáceos decápodos responden a estímulos nocivos de manera consistente con experiencias dolorosas y que estos animales muestran una capacidad cognitiva relativamente compleja (Elwood, 2019; Conte *et al.*, 2021). Un componente crítico de la sensación de dolor implica la sensibilidad (capacidad de tener sentimientos), que se apoya en una capacidad cognitiva sofisticada. Esa capacidad cognitiva permite que una amplia gama de animales no humanos responda a un estímulo nocivo mediante una retirada inmediata a través de los reflejos musculares, que posteriormente implica el aprendizaje de evitación para futuros eventos que desencadenen sensaciones aversivas (Broom, 2016; Elwood, 2017).

El procedimiento utilizado para obligar a los cangrejos ermitaños a abandonar su concha puede diferir en el grado de daño que se les cause, y por lo tanto, en el tiempo de memoria y recuperación de las respuestas funcionales (Denti *et al.*, 1988). Además, las diferencias en el valor que el individuo otorga a su concha afecta la motivación para retenerlo y, por lo tanto, la intensidad del estímulo nocivo que están dispuestos a soportar para mantener su refugio; cuanto mayor sea la motivación para retener un concha de alta calidad, mayor será la intensidad del estímulo nocivo que los cangrejos están dispuestos a soportar (Appel & Elwood, 2009). Por lo tanto, las pruebas con animales previamente extraídos de sus conchas en los que la alteración del comportamiento se prolonga más allá del final del estímulo pueden sesgar los resultados. Pero más importante,

aunque no se puede asegurar que los cangrejos ermitaños sientan dolor o no (Kemp & Lachance, 2015), es un hecho que al someterlos a un evento para extraerlos de su concha (*e. g.*, pistola de calor o prensa), abandonan la concha por malestar, miedo, o estrés (Elwood, 2012; Sneddon, 2018). Las normas éticas actuales, dictan una obligación de respetar la vida animal y considerar el bienestar de los animales, minimizando su sufrimiento. En esta parte de la tesis se evaluaron las respuestas funcionales y conductuales de los cangrejos ermitaños al ser despojados de su concha, así como la duración de las alteraciones como una estimación de los daños físicos y de sensibilidad causados por los dos procedimientos más utilizados en la literatura.

## MÉTODO

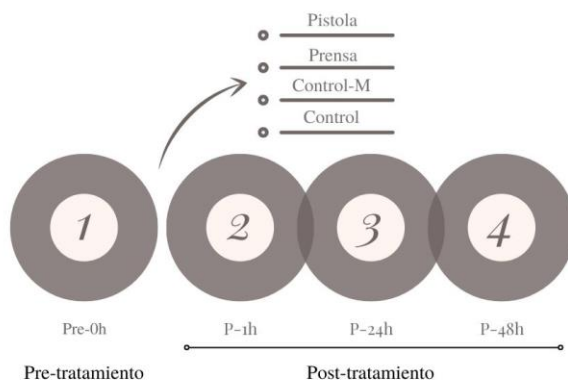
### **Obtención de organismos**

Se capturaron 60 cangrejos ermitaño *Calcinus californiensis* de talla similar ocupando conchas de *Nerita scabricosta* sin daño aparente o epibiontes en Troncones, Guerrero, México. El largo de la quela (4–6 mm) se utilizó como medida preliminar para estimar el tamaño corporal de los cangrejos (Alcaraz, Toledo *et al.*, 2020); esto permitió capturar cangrejos de tamaño similar ( $\bar{X} = 0.23 \text{ g} \pm 0.02 \text{ se}$ ). Los ermitaños se mantuvieron en recipientes individuales (0.1 L) en un sistema de circulación de agua a 27 ° C y 35 UPS.

### **Grupos experimentales**

Evalúamos los procedimientos que se utilizan con mayor frecuencia para extraer cangrejos ermitaños de su concha: aplicación de calor en el ápice de la concha y fractura de la concha utilizando una prensa. La respuesta de los animales al ser despojados de su concha se evaluó a través de los cambios en el consumo de oxígeno y en la conducta de los animales (tiempo de uso de refugio) en el tiempo (Figura 8). Los cangrejos se asignaron de manera aleatoria a cuatro grupos

experimentales: a) pistola: los cangrejos ermitaños se forzaron a abandonar sus conchas colocando la punta de una pistola de silicón de 15 W (Truper) en la zona dorsal del ápice de la concha de los cangrejos, al cangrejo desnudo se le asignó una concha de tamaño adecuado calculado con ecuaciones previamente reportadas para el peso de la concha preferida en función del peso del cangrejo (Arce & Alcaraz, 2012); b) prensa: la concha de los cangrejos ermitaño se fracturó con una prensa nodular en C (Truper), posteriormente se desprendieron los fragmentos de la concha evitando dañar a los organismos. Al cangrejo desnudo se le asignó una concha de tamaño adecuado; c) control de manipulación: los cangrejos se mantuvieron fuera del agua con la apertura de la concha orientada hacia arriba durante un minuto, este grupo nos permitió evaluar el estrés ocasionado por la manipulación de los organismos al permanecer fuera del agua un tiempo similar al necesario para sacarlos de su concha usando la pistola de calor y la prensa; d) control: los cangrejos se mantuvieron en todo momento en cámaras respirométricas individuales con aireación constante a 27 °C y 35 UPS.



**Figura 8.** Esquema que muestra los 4 registros en el tiempo para evaluar la respuesta de los animales al ser despojados de su concha. Los números indican el día en que se realizaron los experimentos de consumo de oxígeno y tiempo de uso de refugio. Pre-tratamiento: un día después de la recolección y un día antes de la aplicación del tratamiento (Pre-0h). Post-tratamiento: después de 1 (P-1h), 24 (P-24h) y 48 (P-48h) horas de la aplicación del

tratamiento. La flecha indica el momento en el que los animales se sometieron a uno de los 4 tratamientos (Despojo con pistola, deajo con prensa, control y control de manipulación).

### **Medición del consumo de oxígeno y tiempo de uso de refugio**

La tasa metabólica y el tiempo de uso de refugio se registraron a lo largo de cuatro días consecutivos. Pre-tratamiento: un día después de la recolección y antes de ser sacados de su concha (Pre-0h). Post-tratamiento: Posterior al despojo 1 (P-1h), una hora después de aplicar el tratamiento designado a cada uno de los cuatro grupos experimentales, esta medición permitió cuantificar el efecto inmediato (una hora) causado por los métodos de extracción; Posterior al despojo 24h (P-24 h): un día (24 h) después de aplicar el tratamiento; Posterior al despojo 48h (P-48h): dos días (48 h) después de aplicar el tratamiento (Figura 8).

Los experimentos de consumo de oxígeno se registraron de manera continua durante 20 minutos en cada una de las mediciones (Pre-0h, P-1h, P-24h y P-48h). En todos los casos se evitó que el porcentaje de saturación de oxígeno disminuyera más allá de 90 % (Chabot *et al.*, 2016). Los registros de consumo de oxígeno se realizaron a la misma hora del día (11:00 a 12:00 h; Alcaraz & Kruesi, 2012). El consumo de oxígeno se estimó en un sistema respirométrico semicerrado (Cech & Brauner, 2011) y la concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro de fibra óptica y un mini sensor óptico (Witrox 4; Loligo Systems). La tasa de consumo de oxígeno se estimó utilizando los valores de la pendiente de la relación de la concentración de oxígeno con el tiempo. Se utilizó una cámara vacía como control para cada ensayo y estos valores se restaron de las medidas metabólicas de los cangrejos (Cech, 1990).

El tiempo de refugio se registró una hora después de finalizar las cuatro mediciones (tiempo) de consumo de oxígeno (Pre-0h, P-1h, P-24h y P-48h). El tiempo de uso de refugio de los animales

se estimó a partir de la medición del tiempo de uso de refugio de los cangrejos dentro de su concha (Briffa & Mowles, 2008). Los experimentos se realizaron en un tanque de 41 cm x 19 cm x 25 cm, con agua de mar, aireación constante y un espejo adaptado en el fondo. Los cangrejos se tomaron manualmente desde sus frascos individuales y se sostuvieron fuera del agua con la apertura de la concha orientada hacia arriba durante diez segundos para promover su completa retracción al interior de su concha (Chávez-Solís & Alcaraz, 2015). Posteriormente, los cangrejos se depositaron en el fondo del tanque experimental con la apertura de la concha orientada hacia abajo. El tiempo de refugio se definió como el tiempo que transcurrió desde que la concha se colocó en el fondo del tanque hasta que los cangrejos posaron todos los pares de apéndices en el fondo del contenedor (Briffa & Mowles, 2008). El espejo ubicado en el fondo del tanque experimental permitió determinar el momento exacto en el que los animales colocaron todos los pares de apéndices. Al final de los experimentos, los cangrejos fueron extraídos de sus conchas colocando la zona dorsal de la concha sobre la punta de una pistola de silicón de 15 W para ser medidos y sexados.

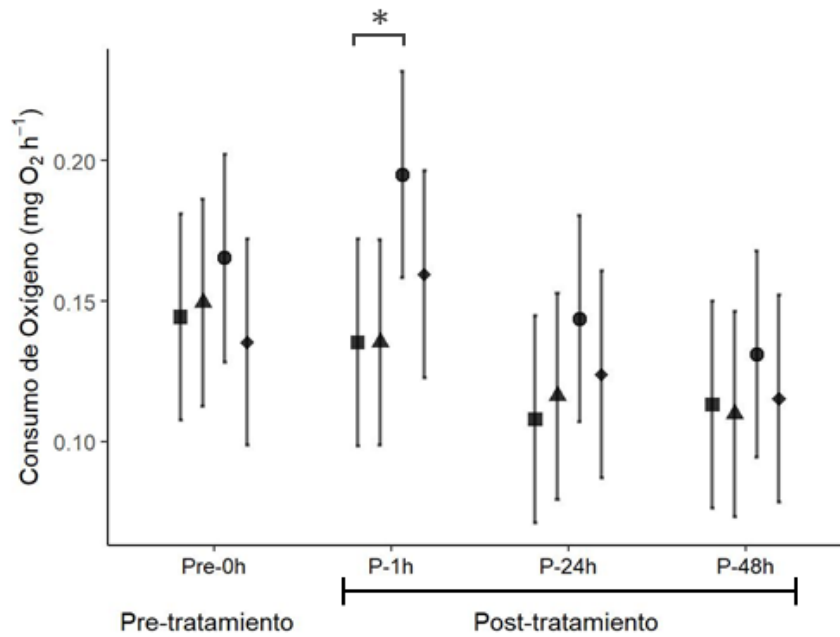
### **Estadística**

Los análisis se realizaron en R v.3.6.2 (R Core Team, 2020). El peso de los animales de los cuatro grupos experimentales (pistola, prensa, control de manipulación y control) se comparó utilizando un análisis de varianza de una vía. El consumo de oxígeno y el tiempo de uso de refugio de los grupos experimentales se comparó con dos modelos lineales mixtos independientes (LMM, por sus siglas en inglés; paquete lmer en R). El grupo experimental (pistola, prensa, control de manipulación y control), el tiempo (Pre-0h, P-1h, P-24h y P-48h) y el sexo se incluyeron como efectos fijos, los individuos se incluyeron como efecto aleatorio (medidas repetidas). Se compararon los valores de consumo de oxígeno y tiempo de uso de refugio del grupo control de

manipulación, pistola y prensa *v.s.* el grupo control a través de pruebas de Dunnett. Las pruebas de Dunnett utilizando al grupo control como referencia se utilizaron como criterio para evaluar la recuperación de los animales. El supuesto de normalidad de los datos y homocedasticidad de las varianzas se verificó mediante una exploración gráfica de los residuales.

## RESULTADOS

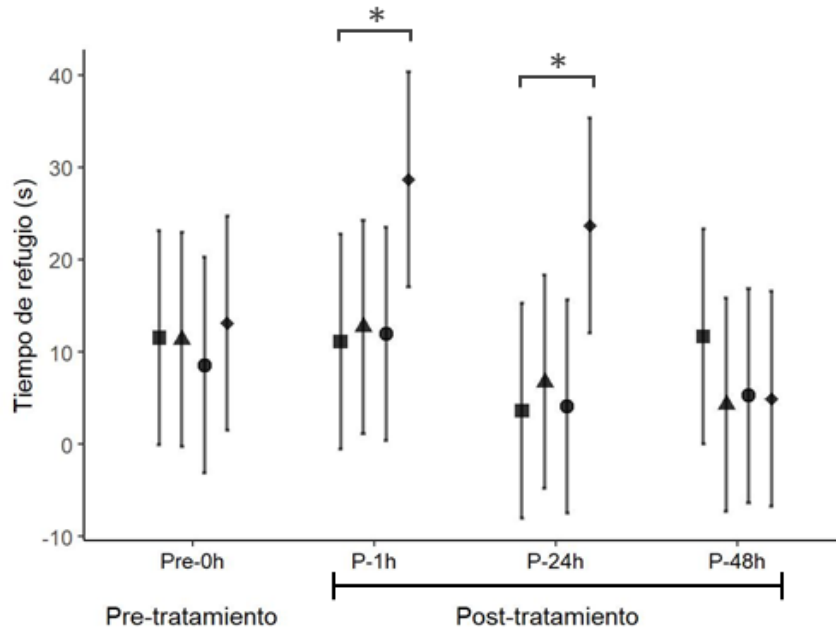
El peso de los cangrejos de los cuatro grupos experimentales fue similar ( $\bar{X} = 0.22\text{g} \pm 0.01$  s.e.; ANOVA,  $F_{3,56} = 0.03$ ,  $P = 0.53$ ). El consumo de oxígeno fue similar entre sexos (LMM,  $\chi^2_{1,43} = 6.57$ ,  $P = 0.09$ ). El consumo de oxígeno de los individuos de los cuatro grupos experimentales fue similar al inicio de los experimentos (pre-tratamiento; Dunnett,  $P > 0.05$ ; Tabla 2). El consumo de oxígeno de los cuatro grupos experimentales se modificó en el tiempo (tiempo; LMM,  $\chi^2_{3,43} = 91.85$ ,  $P < 0.001$ ; Figura 9) y el cambio difirió entre los cuatro grupos experimentales (interacción tiempo\*tratamiento; LMM,  $\chi^2_{9,43} = 6.57$ ,  $P < 0.01$ ). El consumo de oxígeno fue similar en el grupo de manipulación, el grupo de cangrejos despojados con prensa y el grupo control en los cuatro registros en el tiempo (Dunnett,  $P > 0.05$ ). En contraste, el consumo de oxígeno de los animales despojados con pistola de calor fue mayor al grupo control después de una hora de aplicar del despojo (P-1h; Dunnett,  $P = 0.01$ ; Figura 9), aunque la tasa metabólica fue similar al control después de 24 h y 48 h de aplicado el tratamiento (Dunnett,  $P > 0.05$ ).



**Figura 9.** Consumo de oxígeno en función del grupo experimental. Control (cuadrado), control de procedimiento (triángulo), pistola (círculo) y prensa (rombo). Pre-tratamiento: un día después de la recolección y un día antes de la aplicación del tratamiento (Pre-0h). Post-tratamiento: después de 1 (P-1h), 24 (P-24h) y 48 (P-48h) horas de la aplicación del tratamiento. Las barras representan intervalos de confianza al 95%. Las diferencias significativas se muestran con asteriscos ( $P < 0.05$ ).

El tiempo de uso de refugio no difirió entre sexos (LMM,  $\chi^2_{3, 43} = 0.30$ ,  $P = 0.58$ ). El tiempo de uso de refugio de los cangrejos fue similar al inicio de los experimentos (pre-tratamiento; Dunnett,  $P = 0.49$ ). El tiempo de uso de refugio de los individuos de los cuatro grupos experimentales se modificó en el tiempo (tiempo; LMM,  $\chi^2_{3, 43} = 19.54$ ,  $P < 0.001$ ) y el cambio difirió entre los cuatro grupos experimentales (interacción tiempo\*tratamiento;  $\chi^2_{9, 43} = 28.22$ ,  $P < 0.01$ ; Figura 10). El tiempo de uso de refugio fue similar en el grupo manipulación, el grupo de cangrejos despojados con pistola y el grupo control en los cuatro registros en el tiempo (Dunnett,  $P > 0.05$ ). En contraste,

el tiempo de uso de refugio de los animales despojados con prensa fue mayor al grupo control después de una hora de aplicar el despojo (P-1h; Dunnett,  $P = 0.04$ ) y después de 24 h del despojo (P-24h; Dunnett,  $P < 0.01$ ), aunque el tiempo de uso de refugio fue similar después de 48 h de aplicado el tratamiento (P-48h; Dunnett,  $P = 0.49$ ).



**Figura 10.** Tiempo de uso de refugio en función del grupo experimental. Control (cuadrado), control de procedimiento (triángulo), pistola (círculo) y prensa (rombo). Pre-tratamiento: un día después de la recolección y un día antes de la aplicación del tratamiento (Pre-0h). Post-tratamiento: después de 1 (P-1h), 24 (P-24h) y 48 (P-48h) horas de la aplicación del tratamiento. Las barras representan intervalos de confianza al 95%. Las diferencias significativas se muestran con asteriscos ( $P < 0.05$ ).



Tabla 2. Pruebas de comparación de Dunnett de consumo de oxígeno y tiempo de uso de refugio de los cuatro grupos experimentales en cada registro de tiempo. El control se utilizó como grupo de comparación. Se muestra el estadístico *t* de cada prueba de comparación de Dunnett. Los valores significativos ( $P < 0.05$ ) se muestran en negritas.

Tiempo	Grupo experimental	Consumo de oxígeno (mg O <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> )		Tiempo de refugio (s)	
		<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Previo al tratamiento	control de manipulación (n=15)	0.24	0.99	0.03	0.99
	pistola (n=15)	1.06	0.59	0.74	0.80
	prensa (n=15)	0.46	0.94	0.41	0.96
Posterior al tratamiento	control de manipulación (n=15)	0.09	0.99	0.19	0.99
	pistola (n=15)	2.91	<b>0.01</b>	0.10	0.99
	prensa (n=15)	1.15	0.52	2.54	<b>0.04</b>
R. 1h	control de manipulación (n=15)	0.71	0.82	0.50	0.92
	pistola (n=15)	2.54	<b>0.04</b>	0.06	0.99
	prensa (n=15)	1.10	0.56	3.47	<b>0.003</b>
R. 24h	control de manipulación (n=15)	0.09	0.99	1.56	0.28
	pistola (n=15)	1.28	0.44	1.34	0.40
	prensa (n=15)	0.14	0.99	1.37	0.38
R. 48h	control de manipulación (n=15)	0.09	0.99	1.56	0.28
	pistola (n=15)	1.28	0.44	1.34	0.40
	prensa (n=15)	0.14	0.99	1.37	0.38

## DISCUSIÓN

Los eventos exigentes o estresantes suelen tener consecuencias fisiológicas y motivacionales inmediatas, pero también pueden influir en las respuestas funcionales posteriores y en la futura toma de decisiones de los individuos (Briffa & Sneddon, 2007). Los cambios fisiológicos provocados por un estímulo ambiental prevalecen hasta que la maquinaria funcional vuelve al estado estable anterior o alcanza uno nuevo. Sin embargo, los animales comúnmente responden a eventos bióticos y abióticos desafiantes evitándolos en el futuro. La evitación puede ser un mecanismo de aprendizaje que previene a los animales de experimentar sensaciones aversivas, de alto riesgo o alta demanda energética (Bateson, 1991; Broom, 2001; Broom, 2007). Por ejemplo, el cangrejo de río, *Procambarus clarkii*, escapa a zonas seguras para evitar descargas eléctricas bajo condiciones experimentales (Kawai *et al.*, 2004). En este estudio, los cangrejos ermitaño respondieron de diferente manera a los dos procedimientos comúnmente utilizados para despojarlos de su concha (pistola y prensa). Dichas respuestas fisiológicas y conductuales correspondieron al tipo de desafío asociado con la manipulación (incremento de temperatura y rompimiento de concha, respectivamente).

Los ectotermos tienen bajas tasas de producción de calor interno; por lo tanto, su temperatura corporal está determinada principalmente por el medio ambiente. Sin embargo, a través de su comportamiento, los ectotermos pueden seleccionar nichos térmicos y evitar condiciones extremas para maximizar y mantener la integridad de sus procesos fisiológicos (Angilletta *et al.*, 2002). Dado que los ectotermos evitan las temperaturas extremas a través de comportamientos, podemos suponer que los cangrejos ermitaños abandonaron sus conchas para evitar el sobrecalentamiento. El aumento de las temperaturas puede llevar a los animales a sus límites críticos de tolerancia (Critical Thermal Maximum, CTM). En estos límites, los individuos pueden mantener una

tolerancia pasiva por periodos reducidos, debido a que en la CTM, la integridad fisiológica del individuo disminuye rápidamente (Lutterschmidt & Hutchison, 1997; Lagerspetz & Vainio, 2006). La CTM en crustáceos se reconoce como la temperatura a la que los individuos pierden la respuesta de equilibrio corporal (“loss of righting response”; daños en el sistema nervioso), identificada como la capacidad de mantener una posición adecuada ya sea en respuesta al campo de gravitación o al contacto habitual con el sustrato (Lutterschmidt & Hutchison, 1997). Teóricamente, si los individuos vuelven a la temperatura de aclimatación justo cuando pierden el equilibrio (CTM), recuperarán su respuesta de equilibrio corporal y su integridad funcional (Cowles & Bogert, 1944). Todos los cangrejos ermitaños obligados a abandonar su concha por calor recuperaron su postura de equilibrio al llegar al sustrato luego de ser liberados en la columna de agua del contenedor, lo que puede indicar que no sobrepasaron el límite térmico crítico. Además, aunque el consumo de oxígeno de los animales aumentó después de ser retirados de su concha (P-1h), los individuos recuperaron su tasa metabólica en menos de 24 h (P-24h).

El calentamiento aumenta la tasa metabólica de los animales ectotermos (Angilletta *et al.*, 2002). La hipótesis de limitación de la capacidad de oxígeno de la tolerancia térmica (OCLTT) propone que la demanda de oxígeno inducida por aumentos rápidos de temperatura excede la capacidad de los sistemas cardiorrespiratorio y ventilatorio para extraer y distribuir suficiente oxígeno para satisfacer la demanda (Verberk *et al.*, 2016). La hipótesis OCLTT permite explicar el mecanismo que define el límite crítico de temperatura de los animales acuáticos (Pörtner, 2010), incluidos los crustáceos, en los que el aumento de temperatura hasta el límite térmico superior provoca un rápido aumento de la tasa metabólica aeróbica acompañado de una disminución de los niveles de oxígeno en hemolinfa, un aumento en el metabolismo anaeróbico y la deuda de oxígeno (Frederich & Pörtner, 2000; Marshall *et al.*, 2011; Jost *et al.*, 2012; Magozzi & Calosi, 2015).

Entonces, el aumento del consumo de oxígeno en los animales despojados de su concha por calentamiento debería ser evidente únicamente inmediatamente después de la aplicación de calor, como se observó una hora después de efectuado el despojo (P-1h).

La adecuación de los cangrejos ermitaño depende fundamentalmente del tamaño de la concha de gasterópodo que ocupan (Hazlett, 1981). Los cangrejos ermitaños evitan las conchas apretadas (Burciaga *et al.*, 2021) debido a que su uso aumenta el riesgo de depredación y desecación (Vance, 1972; Taylor, 1981) y disminuye el crecimiento corporal y la fecundidad (Fotheringham, 1976; Angel, 2000). En consecuencia, cuanto más apretada sea la concha, menor será la motivación del cangrejo para conservarla. Por ejemplo, el cangrejo ermitaño, *Pagurus bernhardus*, muestra un balance (*trade-off*) asociado con la calidad de la concha ocupada y las descargas eléctricas que soporta antes de abandonar su refugio; los cangrejos ermitaños con concha preferida evacuan el refugio a mayores descargas eléctricas respecto a aquellos con conchas de mala calidad (Elwood & Appel, 2009). Por lo tanto, una de las principales preocupaciones de obligar a los cangrejos ermitaños a abandonar su concha por calentamiento es que las diferencias en la calidad de la concha (especie y tamaño) y el valor subjetivo que los individuos otorgan a su refugio podrían modificar la motivación para abandonarlo; y por consecuencia, el nivel de calor que los individuos soportarán antes de dejarlo. En este estudio, los cangrejos fueron probados en las conchas que ocupaban en la naturaleza; por lo tanto, aunque se recolectaron habitando la misma especie de concha, los cangrejos ermitaños usaron conchas de tamaños variados con relación al tamaño de su cuerpo. Todos los cangrejos ermitaños abandonan su concha en aproximadamente 1:30 min después de iniciar el procedimiento ( $\bar{X} = 103.68 \text{ s} \pm 9.88 \text{ s.e.}$ ), y el tiempo necesario para abandonar la concha no estuvo relacionado con la duración de la aplicación de calor, ni con el oxígeno consumido ni con la respuesta de sobresalto.

El despojo de cangrejos ermitaño con prensa es uno de los dos procedimientos más utilizados para sacar a los cangrejos ermitaños de su caparazón (Tabla 2). La fractura de la concha no modificó en ningún momento el consumo de oxígeno de los cangrejos ermitaños. En cambio, los cangrejos despojados de su concha con prensa incrementaron el tiempo de uso de refugio que los individuos del grupo control, los manipulados fuera del agua (control de manipulación) y los forzados a salir de su concha por calentamiento (pistola); los efectos provocados por este procedimiento prevalecieron durante más tiempo que los efectos metabólicos inducidos por el calentamiento (hasta 48 h). Las experiencias en actividades exigentes y situaciones estresantes cambian los estados fisiológicos y motivacionales futuros del individuo (Briffa & Sneddon, 2007). Cuanto mayor es el estímulo estresante, más acentuado y duradero son sus efectos; los cambios en la motivación a largo plazo permiten a los animales evitar durante un tiempo situaciones similares asociadas con la experiencia dañina (Bateson, 1991; Elwood, 2017). Por ejemplo, sufrir lesiones durante un combate hace que el efecto perdedor sea más prolongado (Briffa & Sneddon, 2010). La experiencia de la fractura de la concha debe denotar para los cangrejos ermitaños un ataque de un depredador que compromete su supervivencia, ya que una vez que su refugio se rompe, no tienen otra defensa. Por lo tanto, no es de sorprenderse que luego de la ruptura de las conchas, los cangrejos ermitaños prolongaran el tiempo de uso de refugio y mantuvieran en la memoria la experiencia negativa por más de 24 horas.

Una respuesta general en este estudio fue la disminución de la tasa metabólica conforme los cangrejos ermitaños permanecieron en el laboratorio. Los cangrejos ermitaños también han mostrado variaciones en sus respuestas funcionales y conductuales después de haber sido trasladados del campo a condiciones de laboratorio. Por ejemplo, individuos de *Calcinus californiensis* con una depresión metabólica debido al uso de conchas extremadamente pesadas en

la naturaleza recuperaron su metabolismo después de algunos días de ser mantenidos en condiciones controladas (Alcaraz & Kruesi, 2012). Mientras que el cangrejo ermitaño *Clibanarius vittatus* presentó tiempos de uso de refugio en condiciones de laboratorio mayores que los individuos en la naturaleza (Gorman *et al.*, 2018). Nuestros resultados señalan la relevancia de considerar la variación motivacional y fisiológica en estudios de laboratorio para interpretar las respuestas observadas en estudios de campo.

## REFERENCIAS

- 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. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.014>
- Alcaraz, Guillermina, & Kruesi, K. (2009). *The role of previous shell occupancy in the wild on laboratory shell choice by the hermit crab Calcinus californiensis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. <https://doi.org/10.1080/10236240802663564>
- Alcaraz, Guillermina, Kruesi, K., & Burciaga, L. M. (2020). The exploitation strategy determines the resource partitioning in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *523*. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151272>
- Alcaraz, Guillermina, Toledo, B., & Burciaga, L. (2020). The energetic costs of living in the surf and impacts on zonation of shells occupied by hermit crabs. *The Journal of Experimental Biology*, *223*, 1–11. <https://doi.org/10.1242/jeb.222703>
- Angel, J. E. (2000). Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *243*(2), 169–184. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00119-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00119-7)
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, *27*(4), 249–268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8)
- Appel, M., & Elwood, R. W. (2009). Motivational trade-offs and potential pain experience in hermit crabs. *Applied Animal Behaviour Science*, *119*(1–2), 120–124. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.013>
- 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*(4), 853–862. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1861-x>
- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, *77*(5), 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Bakker, T. C. M., & Milinski, M. (1991). Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *29*(3), 205–210. <https://doi.org/10.1007/BF00166402>
- Bateson, P. (1991). Assessment of pain in animals. *Animal Behaviour*, *42*(5), 827–839. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80127-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80127-7)
- Briffa, M., & Mowles, S. L. (2008). Hermit crabs. *Current Biology*, *18*, R144–R146.
- Briffa, M., & Sneddon, L. U. (2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, *21*(4), 627–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01188.x>
- Briffa, M., & Sneddon, L. U. (2010). Contest behavior. In C. W. Fox & D. F. Westneat (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology* (pp. 246–265). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Briffa, M., Sneddon, L. U., & Wilson, A. J. (2015). Animal personality as a cause and consequence of contest behaviour. *Biology Letters*, *11*, 20141007–20141007. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.1007>
- Broom, D. M. (2001). The evolution of pain. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift*, *70*(1), 17–21.
- Broom, D.M. (2007). Welfare in relation to feelings, stress and health. *Redvet*, *7*, 1–16.

- Broom, Donald M. (2016). Fish brains and behaviour indicate capacity for feeling pain. *Animal Sentience*, 1(3), 2012–2017.
- Burciaga, L. M., Alvarez, A., & Alcaraz, G. (2021). Same resource, different benefits. Hermit crab shell structure advantages owners, but not intruders in agonistic interactions. *Hydrobiologia*.
- Cech, J., & Brauner, C. (2011). *Techniques in Whole Animal Respiratory Physiology. Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment* (Vol. 2). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-1237-4553-8.00128-3>
- Chabot, D., Steffensen, J. F., & Farrell, A. P. (2016). The determination of standard metabolic rate in fishes. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 81–121. <https://doi.org/10.1111/jfb.12845>
- Chávez-Solís, C. E., & Alcaraz, G. (2015). Hiding time of the hermit crab *Calcinus californiensis*: Observations from different shell types. *Canadian Journal of Zoology*, 93(7), 559–565. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0312>
- Conte, F., Voslarova, E., Vecerek, V., Elwood, R. W., Coluccio, P., Pugliese, M., & Passantino, A. (2021). Humane Slaughter of Edible Decapod Crustaceans. *Animals*, 11(4), 1089. <https://doi.org/10.3390/ani11041089>
- Cowles, R. B., & Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83, 261–296.
- Crook, R. J. (2021). Behavioral and neurophysiological evidence suggests affective pain experience in octopus. *iScience*, 24(3), 102229. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102229>
- Denti, A., Dimant, B., & Maldonado, H. (1988). Passive avoidance learning in the crab *Chasmagnathus granulatus*. *Physiology & Behavior*, 43(3), 317–320. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(88\)90194-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(88)90194-1)
- Elwood, R. (2012). Evidence for pain in decapod crustaceans. *Animal Welfare*, 21(1), 23–27. <https://doi.org/10.7120/096272812X13353700593365>
- Elwood, R. W. (2019). Assessing the Potential for Pain in Crustaceans and Other Invertebrates. In C. Carere & J. Mather (Eds.), *The Welfare of Invertebrate Animals* (pp. 1–248). Switzerland: Animal Welfare.
- Elwood, Robert W. (2017). Assessing negative and positive evidence for animal pain. *Animal Sentience*, 2(16), 521–525. <https://doi.org/10.51291/2377-7478.1283>
- Elwood, Robert W., & Appel, M. (2009). Pain experience in hermit crabs? *Animal Behaviour*, 77(5), 1243–1246. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.028>
- Fotheringham, N. (1976). Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 23, 299–305.
- Frederich, M., & Pörtner, H. O. (2000). Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 279(5), R1531–R1538. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.5.R1531>
- Garcia, M. J., Paiva, L., Lennox, M., Sivaraman, B., Wong, S. C., & Earley, R. L. (2012). Assessment Strategies and the Effects of Fighting Experience on Future Contest Performance in the Green Anole (*Anolis carolinensis*). *Ethology*, 118(9), 821–834. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2012.02072.x>
- Gherardi, F. (2006). Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(4), 500–510. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0074-z>



- Gorman, D., Ragagnin, M. N., McCarthy, I. D., & Turra, A. (2018). Risk-taking and risk-avoiding behaviors by hermit crabs across multiple environmental contexts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 506(May), 25–29. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.05.006>
- Hazlett, B. A. (1981). The Behavioral Ecology of Hermit Crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.000245>
- Jost, J., Podolski, S., & Frederich, M. (2012). Enhancing thermal tolerance by eliminating the pejus range: a comparative study with three decapod crustaceans. *Marine Ecology Progress Series*, 444(Shelford 1931), 263–274. <https://doi.org/10.3354/meps09379>
- Kawai, N., Kono, R., & Sugimoto, S. (2004). Avoidance learning in the crayfish (*Procambarus clarkii*) depends on the predatory imminence of the unconditioned stimulus: a behavior systems approach to learning in invertebrates. *Behavioural Brain Research*, 150(1–2), 229–237. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(03\)00261-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(03)00261-4)
- Lagerspetz, K. Y. H., & Vainio, L. A. (2006). Thermal behaviour of crustaceans. *Biological Reviews*, 81(02), 237. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006998>
- Lutterschmidt, W. I., & Hutchison, V. H. (1997). The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10), 1561–1574. <https://doi.org/10.1139/z97-783>
- Magozzi, S., & Calosi, P. (2015). Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Global Change Biology*, 21(1), 181–194. <https://doi.org/10.1111/gcb.12695>
- Marshall, D. J., Dong, Y., McQuaid, C. D., & Williams, G. A. (2011). Thermal adaptation in the intertidal snail *Echinolittorina malaccana* contradicts current theory by revealing the crucial roles of resting metabolism. *Journal of Experimental Biology*, 214(21), 3649–3657. <https://doi.org/10.1242/jeb.059899>
- Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 881–893. <https://doi.org/10.1242/jeb.037523>
- Raja, S. N., Carr, D. B., Cohen, M., Finnerup, N. B., Flor, H., Gibson, S., ... Vader, K. (2020). The revised International Association for the Study of Pain definition of pain: concepts, challenges, and compromises. *Pain*, 161(9), 1976–1982. <https://doi.org/10.1097/j.pain.0000000000001939>
- 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(2), 139–152. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90091-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90091-1)
- Sneddon, L. U. (2015). Pain in aquatic animals. *Journal of Experimental Biology*, 218(7), 967–976. <https://doi.org/10.1242/jeb.088823>
- Sneddon, L. U. (2018). Comparative Physiology of Nociception and Pain. *Physiology*, 33(1), 63–73. <https://doi.org/10.1152/physiol.00022.2017>
- Sneddon, L. U., Lopez-Luna, J., Wolfenden, D. C. C., Leach, M. C., Valentim, A. M., Steenbergen, P. J., ... Brown, C. (2018). Fish sentience denial: Muddying the waters. *Animal Sentience*, 3(21), 1–12. <https://doi.org/10.51291/2377-7478.1317>
- Taylor, P. R. (1981). Hermit crab fitness: The effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 52(2–3), 205–218. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90037-X)

- Vance, R. R. (1972). The Role of Shell Adequacy in Behavioral Interactions Involving Hermit Crabs. *Ecology*, 53(6), 1075–1083. <https://doi.org/10.2307/1935419>
- Verberk, W. C. E. P., Overgaard, J., Ern, R., Bayley, M., Wang, T., Boardman, L., & Terblanche, J. S. (2016). Does oxygen limit thermal tolerance in arthropods? A critical review of current evidence. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 192, 64–78. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.10.020>
- Yasuda, C. I., Matsuo, K., & Wada, S. (2015). Previous mating experience increases fighting success during male-male contests in the hermit crab *Pagurus nigrofascia*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1287–1292. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1941-x>

## DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los combates son una actividad costosa en términos del tiempo y energía que los animales invierten, así como en los riesgos a los que se exponen durante la interacción y la recuperación al término de la contienda (Brick, 1998; Briffa & Sneddon, 2007). Es por esto que los animales combaten únicamente cuando las probabilidades de obtener el recurso necesario son mayores que las de asumir altos costos (Hurd, 2006). El proceso de evaluación previa a iniciar un combate ha evolucionado como respuesta a los altos costos que implica la interacción agonística entre congéneres (Mowles & Briffa, 2012). Los caracteres relacionados con la habilidad de combate y la motivación que sesgan la decisión de los individuos de combatir ha sido ampliamente estudiado (Chapin *et al.*, 2019), y a la fecha existe una basta literatura que permite predecir la toma de decisión de los animales y su probabilidad de éxito a partir de sus características conspicuas o evidentes. Sin embargo, los resultados de esta investigación sugieren que hay varios aspectos que requieren ser estudiados desde una diferente perspectiva.

La influencia tácita de la talla de los animales y el tamaño de los armamentos como caracteres determinantes de la habilidad de combate ha captado la atención de los investigadores por su relevancia y potencial predictivo durante un enfrentamiento. El incremento en talla corporal comúnmente se relaciona con el incremento en las cualidades secundarias importantes para el combate, como el tamaño de los armamentos (Yoshino *et al.*, 2011), ventajas físicas y mecánicas ligadas a una mayor extensión de sus extremidades o apéndices (Lappin & Husak, 2005), órganos de emisión de señales más desarrollados (*e. g.*, sonidos, vibraciones; Manica *et al.*, 2017), una mayor resistencia en el combate asociada a mayor cantidad de fosfágenos y acumulación de reservas energéticas (Briffa & Sneddon, 2007). Si bien, la asimetría en la talla corporal entre los oponentes permite hacer predicciones acertadas sobre la probabilidad de éxito en el combate, las

diferencias en el tamaño corporal implican la variación de cualidades morfológicas, mecánicas y fisiológicas entre los individuos que no se relacionan necesariamente de manera lineal con la talla; pero, sobre todo, muchas características varían de manera consistente entre los individuos, independientemente del tamaño de su cuerpo (Bennett & Huey, 1990).

La atención de los investigadores, y su sesgo, por el estudio del tamaño de los animales y de sus armamentos no se atribuye únicamente a su relevancia en el combate, la medición frecuente de estos caracteres también se asocia a su relativa facilidad en el registro. En la mayoría de los casos es relativamente sencillo estimar la talla corporal de los animales y sus armamentos a partir de otras estructuras de su cuerpo y armas (Vieira & Peixoto, 2013). Sin embargo, estas aproximaciones omiten la importancia de caracteres que, que si bien son más difíciles de estimar, resultan de cualidades consistentes en los individuos y que influyen fuertemente su adecuación (Kasumovic & Seebacher, 2013). Este enfoque más allá de la talla corporal, rompe el concepto de “ la tiranía de la media dorada”, en donde las explicaciones biológicas se asocian a medidas generales obviando la variabilidad interindividual en las poblaciones, y con ello la importancia de la adecuación darwiniana (Bennett, 1987). En este estudio evaluamos la influencia de caracteres individuales intrínsecos conspicuos, pero también otros imperceptibles (al menos a la vista del investigador) en la toma de decisiones y probabilidad de éxito en encuentros agonísticos.

La talla de los ermitaños influyó fuertemente en la probabilidad de ganar un encuentro. Contrario a lo esperado, los atacantes más pequeños que el defensor tuvieron una mayor probabilidad de ganar el combate que un atacante de mayor talla que su oponente. Otros autores han reportado que el tamaño corporal a favor del atacante está correlacionada positivamente con el escalamiento a episodios de combate más intensos y la probabilidad de éxito (Vieira & Peixoto, 2013). Además, la motivación para combatir disminuye cuando la evaluación previa al combate

indica una mayor capacidad del oponente; es decir, cuanto mayor talla presenta el oponente, más rápidamente el perdedor lo percibe y se retira (Mowles & Briffa, 2012). En varios animales, incluso pequeñas diferencias de tamaño entre los individuos sesgan el resultado a favor del competidor más grande, como se describe en peces cíclidos (Neat *et al.*, 1998), peces espinosos (Rowland, 1989), cangrejos violinistas (Jennions & Backwell, 1996), y cangrejos de río (Pavey & Fielder, 1996) entre otros animales acuáticos. En el cangrejo de río *Procambarus clarkii*, una diferencia de tamaño corporal tan pequeña como el 3% es suficiente para favorecer el éxito del competidor más grande en el 80% de los encuentros (Ueno & Nagayama, 2012).

El éxito en combate de los animales en desventaja de talla puede estar relacionada con una mayor motivación por obtener los recursos por parte del competidor más pequeño. Al menos un par modelos de competencia ilustran una mayor agresión en individuos relativamente pequeños ante oponentes más grandes (Hofmann & Schildberger, 2001; Morrell *et al.*, 2005). La estrategia Napoleón, por ejemplo, un concepto antropocéntricamente utilizado para describir el sentimiento de inferioridad que sufren algunas personas con baja estatura y las impulsa a enfrentar los desafíos con expresiones más intensas de las que realmente presentan. En la teoría de juegos se define como una estrategia en donde los individuos en desventaja de talla corporal presentan una mayor motivación y conductas más agresivas que los animales más grandes (Just & Morris, 2003).

El "efecto desesperado" ofrece otra explicación de los casos en los que los individuos más pequeños derrotan a oponentes más grandes. Este modelo señala que el éxito de los individuos pequeños se atribuye a las pocas oportunidades alternativas de obtener recursos, lo cual los hace pagar altos costos durante la contienda y con ello incrementar su probabilidad de éxito (Grafen, 1987). En este estudio, en el 39% de los combates, el oponente de menor peso corporal venció a un oponente que era más pesado. De manera similar, en crías de cerdos el 44% de los combates

los ganaron individuos más pequeños (13% diferencia de talla promedio) que su oponente (Camerlink *et al.*, 2019). Por lo tanto, una alta motivación (mayor valor subjetivo del recurso) del individuo en desventaja de talla puede superar pequeñas diferencias en talla (o habilidad de combate; Barnard & Brown, 1984). En el caso del cangrejo ermitaño *Pagurus longicarpus*, las asimetrías en la motivación permiten a los competidores más pequeños derrotar a un oponente más grande y ocupar una concha de mayor calidad (Gherardi, 2006). En este estudio, el valor del recurso no explicó el éxito de los contendientes más pequeños de la día.

Una explicación alternativa al éxito en el combate del atacante con desventaja de tamaño corporal podría atribuirse a una asimetría discreta o imperceptible en la habilidad de combate o RHP entre los oponentes. Los factores fisiológicos en la resolución de conflictos animales son limitados (Humphries *et al.*, 2006; O'Connor *et al.*, 2015). En cangrejos ermitaños, por ejemplo, la ejecución de series de golpes es una conducta energéticamente costosa (Briffa & Elwood, 2002, 2005) y un fuerte predictor del éxito (Briffa & Elwood, 2000). El éxito de los atacantes más pequeños podría estar asociado con su mayor capacidad para realizar series de golpes contra un defensor más grande. Sin embargo, los resultados indicaron que ni la tasa metabólica, ni la fuerza muscular explicaron el éxito de los ganadores pequeños. No obstante, es importante destacar que el 100% de los atacantes que eligieron oponentes más grandes lograron obtener una concha adecuada. Es probable que estos individuos relativamente pequeños sean capaces de obtener información sobre la habilidad de combate relativa de los oponentes antes de elegirlos; de manera que los animales pequeños inicien un combate contra animales de mayor talla únicamente cuando su probabilidad de ganar es alta. En cíclidos, los ganadores eventuales despliegan conductas diferentes a los individuos que más adelante perderán los combates (Maan *et al.*, 2001). Es probable que el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis* evalúe con alta confiabilidad sus

posibilidades de ganar a través de asimetrías discretas que se exhiben durante la primera etapa de la interacción, llevando a los individuos de menor talla a elegir oponentes mayores, persistir en el combate y ganar la totalidad de los encuentros. Es importante destacar que los atacantes más pequeños que su oponente escalaron a golpes de concha contra defensores más grandes solo cuando su probabilidad de ganar era muy elevada. Kasumovic y Seebacher (2013) sugieren que la competencia metabólica puede explicar el efecto Napoleón, que describe el éxito de los combatientes más pequeños como resultado de las asimetrías de costo entre los contendientes (Just *et al.*, 2007). Es probable, que, si bien la tasa metabólica estándar, que describe los costos de mantenimiento corporal, no explica el éxito de animales más pequeños, si lo haga alguna otra medida metabólica, como la tasa metabólica máxima o el campo aeróbico, como sucede en algunos animales (Killen *et al.*, 2014). Otro carácter discreto es la personalidad, la cual es una característica fenotípica variable en la intensidad en la que los organismos responden a estímulos ambientales (Mittelbach *et al.*, 2014). Los resultados de esta investigación mostraron que el nivel de audacia propició el inicio de los combates. Este rasgo de la personalidad se ha visto fuertemente respaldado por cualidades metabólicas; sin embargo, aunque este no fue el caso, dado que no se relacionó con la tasa metabólica de mantenimiento, es probable que tenga relación con alguna medida energética no registrada en esta investigación.

La elección libre de oponentes también puede ser importante en cuanto al sesgo en la probabilidad de éxito que puede establecer el mismo recurso. Algunos recursos *per se* sesgan la probabilidad de éxito y por lo general esas ventajas se inclinan hacia los poseedores (*e.g.*, (Beaugrand *et al.*, 1996; Petersen & Hardy, 1996). Los resultados de esta investigación indican que, si bien la concha de los gasterópodos confiere ventaja a los poseedores del recurso en contienda, este beneficio puede variar dependiendo del tipo de recurso del que se trate. Los

atacantes del cangrejo ermitaño *C. californiensis* eligen, contrario a lo esperado, como oponentes ocupantes de una especie de concha subóptima, *Nerita scabricosta* (Burciaga, 2017). La teoría predice que los individuos estarán más motivados por obtener una concha de mayor calidad que una concha subóptima y que esta motivación impulsa la decisión de los animales de pagar los altos costos en el combate para obtener un recurso adecuado (Enquist & Leimar, 1987) y puede afectar el resultado de conflictos agresivos (Brown *et al.*, 2007; Dissanayake *et al.*, 2009). Sin embargo, la libre decisión en los encuentros agonísticos no siempre se sesga hacia obtener el mejor recurso, los resultados de este estudio reafirman que parte de la elección se sustenta en la probabilidad de éxito de obtenerlo. Es decir, el tipo de concha por la que los atacantes eligen competir determina la energía, la duración del combate y la probabilidad de ganar un combate; siendo que es menos costoso y garantiza mayor pronóstico de éxito combatir por una especie de concha subóptima (*N. scabricosta*, con una columela reducida) que obtener a través de un encuentro agonístico una concha de la especie preferida (*S. biserialis*, con una columela desarrollada). Así, una contribución importante de esta investigación es revelar que la elección de los oponentes va más allá del valor que otorgan al recurso, de la motivación y de las habilidades de combatir del oponente. Es decir, los individuos pueden priorizar una mayor probabilidad de obtención de un recurso determinado sobre la calidad de este cuando el recurso se correlaciona con la habilidad de combate. Así, es probable que la elección de oponentes y la calidad del recurso en contienda se vea influenciada por los costos que los atacantes pueden pagar en un combate y así la elección este determinada por el estado funcional individual.

La elección de los individuos de iniciar o no un combate depende muchos factores que han permanecido ocultos hasta ahora como resultado de la investigación tradicional que asigna pares de combatientes, en lugar de permitir la libre elección. Los escenarios en los que los animales



eligen libremente a sus oponentes no permiten un control riguroso de las variables y, por lo tanto, excluyen la posibilidad de plantear preguntas específicas (O'Connor *et al.*, 2015). Sin embargo, esta aproximación permite una comprensión integradora de la toma de decisiones de los individuos. Así, a pesar del conocimiento aparentemente amplio de las reglas que gobiernan los conflictos animales, la secuencia de decisiones de los individuos en condiciones naturales y sus consecuencias reales en el resultado de los encuentros requieren una evaluación más profunda (Humphries *et al.*, 2006). Nuestro estudio indica que los encuentros agonísticos consisten en una secuencia inseparable de eventos que requieren una evaluación en su conjunto.

El estudio del comportamiento agonístico de los animales requiere de la exploración de predictores tradicionales, como el tamaño corporal, que expliquen el éxito de los combates (Vieira & Peixoto, 2013). Sin embargo, los resultados de este estudio destacan además la relevancia de considerar asimetrías discretas asociadas con un rendimiento funcional (*e. g.*, competencia metabólica y fuerza muscular) y la personalidad que podrían estar favoreciendo el éxito de la lucha de algunos animales a pesar de la desventaja del tamaño corporal. En general, los vínculos entre el desempeño durante un combate y la tasa metabólica proporcionan evidencia de que las causas funcionales que sustentan la habilidad de combate pueden ser también la base de expresión de la personalidad; de manera que los individuos metabólicamente bien dotados sean a su vez los más audaces entre los miembros de una población. Es necesario promover el diseño de experimentos que permitan el acoplamiento de datos tomados a nivel individual sobre el desarrollo de los combates con una perspectiva longitudinal sobre el desempeño funcional y personalidad de los individuos que permitan entender la interrelación entre las ventajas y costos asociados a la pertenencia de un recurso, diferentes caracteres intrínsecos, la probabilidad de éxito y se repercusión en la adecuación darwiniana.

Los cangrejos ermitaños son un caso único en el reino animal, en el sentido de que ambos oponentes combaten ocupando el recurso en disputa: una concha de gasterópodo. Aunque los crustáceos se han utilizado como modelos para estudiar las relaciones agonísticas, los cangrejos ermitaños son únicos debido a que son fáciles de mantener en condiciones de laboratorio, de manipular en experimentos, de medir, cuentan con un armamento bien definido, son abundantes, y es fácil hacerlos combatir en condiciones de laboratorio. Además, ofrecen una ventaja clave, ya que compiten por recursos en forma de unidades discretas (conchas de gasterópodo) de las cuales es relativamente sencillo conocer su valor intrínseco y relativo, mismo que funciona como disparador en los encuentros agonísticos. Sin embargo, una de las desventajas de trabajar con estos animales es la necesidad de extraerlos de su concha para determinar su talla y su sexo. Los resultados de esta investigación muestran que a través de un procedimiento relativamente sencillo y rápido es posible obligar a los ermitaños a abandonar su refugio. En particular, el procedimiento basado en calentar lenta y cuidadosamente el ápice de la concha utilizando una pistola de silicón permite sacar a los ermitaños con leves variaciones funcionales y cambios conductuales que se reestablecen en un corto plazo. Los datos señalan que después de retirar a los ermitaños de su concha bastan menos de 24 horas para poder realizar experimentos con la seguridad de trabajar con animales en total integridad fisiológica y conductual. Este estudio minimiza el inconveniente de trabajar con estos organismos sobre sus ventajas experimentales. No hay duda de la valía de los cangrejos ermitaños en el estudio de las interacciones agonísticas dada la facilidad que brindan de probar hipótesis biológicas que difícilmente pueden ser demostradas en otros grupos de animales.

## REFERENCIAS

- Barnard, C. J., & Brown, C. A. J. (1984). A payoff asymmetry in resident-resident disputes between shrews. *Animal Behaviour*, 32(1), 302–304. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80357-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80357-7)
- Beaugrand, J. P., Payette, D., & Goulet, C. (1996). Conflict Outcome in Male Green Swordtail Fish Dyads (*Xiphophorus helleri*): Interaction of Body Size, Prior Dominance/Subordination Experience, and Prior Residency. *Behaviour*, 133, 303–319.
- Bennett, A. F. (1987). Interindividual variability: an underutilized resource. In M. E. Feder, A. F. Bennett, W. W. Burggren, & R. B. Huey (Eds.), *New Directions in Ecological Physiology* (pp. 147–169). United States of America: Cambridge University Press.
- Bennett, A. F., & Huey, R. B. (1990). Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7, 251–284.
- Brick, O. (1998). Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, 56, 309–317. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0782>
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2000). Analysis of the finescale timing of repeated signals: Does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour*, 59(1), 159–165. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1273>
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2002). Power of shell-rapping signals influences physiological costs and subsequent decisions during hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1507), 2331–2336. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2158>
- Briffa, M., & Elwood, R. W. (2005). Rapid change in energy status in fighting animals: Causes and effects of strategic decisions. *Animal Behaviour*, 70(1), 119–124. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.013>
- Briffa, M., & Sneddon, L. U. (2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, 21(4), 627–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01188.x>
- Brown, W. D., Chimenti, A. J., & Siebert, J. R. (2007). The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology*, 113(5), 457–465. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01357.x>
- Burciaga, L. M. (2017). *Toma de decisiones y resolución del combate en el cangrejo ermitaño *Calcinus californiensis**. PhD thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Camerlink, I., Turner, S. P., Farish, M., & Arnott, G. (2019). Advantages of social skills for contest resolution. *Royal Society Open Science*, 6(5), 1–8. <https://doi.org/10.1098/rsos.181456>
- Chapin, K. J., Peixoto, P. E. C., & Briffa, M. (2019). Further mismeasures of animal contests : a new framework for assessment strategies. *Behavioral Ecology*, 30(5), 1177–1185. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz081>
- Dissanayake, A., Galloway, T. S., & Jones, M. B. (2009). Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 375(1–2), 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.007>
- Enquist, M., & Leimar, O. (1987). Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127(2), 187–205. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(87\)80130-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(87)80130-3)
- Gherardi, F. (2006). Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential

and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(4), 500–510. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0074-z>

- Grafen, A. (1987). The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour*, 35(2), 462–467. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80271-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80271-3)
- Hofmann, H., & Schildberger, K. (2001). Assessment of strength and willingness to fight during aggressive encounters in crickets. *Animal Behaviour*, 62, 337–348. <https://doi.org/10.1006>
- Humphries, E. L., Hebblethwaite, A. J., Batchelor, T. P., & Hardy, I. C. W. (2006). The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*, 72(4), 891–898. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.02.015>
- Hurd, P. L. (2006). Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology*, 241(3), 639–648. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.01.001>
- Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y. (1996). Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(4), 293–306. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01851.x>
- Just, W., & Morris, M. R. (2003). The Napoleon Complex: why smaller males pick fights. *Evolutionary Ecology*, 17(5–6), 509–522. <https://doi.org/10.1023/B:EVEC.0000005629.54152.83>
- Just, W., Morris, M. R., & Sun, X. (2007). The evolution of aggressive losers. *Behavioural Processes*, 74(3), 342–350. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2006.12.005>
- Kasumovic, M. M., & Seebacher, F. (2013). The active metabolic rate predicts a male spider's proximity to females and expected fitness. *Biology Letters*, 9(2), 2013–2016. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1164>
- Killen, S. S., Mitchell, M. D., Rummer, J. L., Chivers, D. P., Ferrari, M. C. O., Meekan, M. G., & McCormick, M. I. (2014). Aerobic scope predicts dominance during early life in a tropical damselfish. *Functional Ecology*, 28(6), 1367–1376. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12296>
- Lappin, A. K., & Husak, J. F. (2005). Weapon Performance, Not Size, Determines Mating Success and Potential Reproductive Output in the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, 166(3), 426–436. <https://doi.org/10.1086/432564>
- Maan, M. E., Groothuis, T. G. G., & Wittenberg, J. (2001). Escalated fighting despite predictors of conflict outcome: Solving the paradox in a South American cichlid fish. *Animal Behaviour*, 62(4), 623–634. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1006/anbe.2001.1819>
- Manica, L. T., Macedo, R. H., Graves, J. A., & Podos, J. (2017). Vigor and skill in the acrobatic mating displays of a Neotropical songbird. *Behavioral Ecology*, 28(1), 164–173. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw143>
- Mittelbach, G. G., Ballew, N. G., Kjelson, M. K., & Fraser, D. (2014). Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(6), 927–944. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558>
- Morrell, L. J., Backwell, P. R. Y., & Metcalfe, N. B. (2005). Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: What determines duration? *Animal Behaviour*, 70(3), 653–662. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.11.014>
- Mowles, S. L., & Briffa, M. (2012). Forewarned is forearmed: Early signals of RHP predict opponent fatigue in hermit crab shell fights. *Behavioral Ecology*, 23(6), 1324–1329.

<https://doi.org/10.1093/beheco/ars124>

- Neat, F. C., Huntingford, F. A., & Beveridge, M. M. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, *55*, 883–891.
- O'Connor, C. M., Reddon, A. R., Ligocki, I. Y., Hellmann, J. K., Garvy, K. A., Marsh-Rollo, S. E., ... Balshine, S. (2015). Motivation but not body size influences territorial contest dynamics in a wild cichlid fish. *Animal Behaviour*, *107*, 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.001>
- Pavey, C. R., & Fielder, D. R. (1996). The influence of size differential on agonistic behaviour in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Zoology*, *238*(3), 445. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05405.x>
- Petersen, G., & Hardy, I. C. W. (1996). The importance of being larger: parasitoid intruder–owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*, *51*(6), 1363–1373. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1996.0139>
- Rowland, W. J. (1989). The effects of body size, aggression and nuptial coloration on competition for territories in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*, *37*(2), 282–289. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90117-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90117-6)
- Ueno, R., & Nagayama, T. (2012). Interlocking of chelae is a key factor for dominance hierarchy formation in crayfish. *Journal of Experimental Biology*, *215*(16), 2841–2848. <https://doi.org/10.1242/jeb.072520>
- Vieira, M. C., & Peixoto, P. E. C. C. (2013). Winners and losers: A meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. *Functional Ecology*, *27*(2), 305–313. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12051>
- Yoshino, K., Koga, T., & Oki, S. (2011). Chelipeds are the real weapon: Cheliped size is a more effective determinant than body size in male-male competition for mates in a hermit crab. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(9), 1825–1832. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1190-6>