

**PATRONES CONDUCTUALES Y JERARQUIA DERIVADA EN
LA DISPUTA POR CONCHAS EN EL CANGREJO ERMITAÑO**
Pagurus samuelis (Stimpson, 1857).

**BEHAVIORAL PATTERNS AND DERIVED HIERARCHY IN SHELL
FIGHTING AMONG HERMIT CRABS *Pagurus samuelis*
(Stimpson, 1857).**

Faustino Camarena ¹

Alberto Carvacho ²

¹ Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC.

² Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE),
Apartado 2732, Ensenada, BC.

CAMARENA FAUSTINO, Carvacho Alberto. Patrones conductuales y jerarquía derivada en la disputa por conchas en el cangrejo ermitaño *Pagurus samuelis* (Stimpson, 1857). Behavioral Patterns and Derived Hierarchy in Shell Fighting among Hermit Crabs *Pagurus samuelis* (Stimpson, 1857). Ciencias Marinas 12(3): 1-9; 1987.

RESUMEN

Se presenta el resultado de un experimento de competencia por conchas realizado en *Pagurus samuelis*. Los resultados de 84 enfrentamientos entre dos individuos desnudos en disputa por una concha muestran un patrón que se repite: el cangrejo vencedor se apropiá de ella sólo después de haber logrado la sumisión del vencido. Los animales experimentales se dividieron claramente en dos grupos: aquellos que vencieron en la mayor parte de sus encuentros y aquellos que sólo vencieron un número reducido de veces. Aun cuando el tamaño parece ser factor importante, las diferencias entre los dos grupos son tan grandes que es posible postular la existencia de cangrejos dominadores y cangrejos sumisos. Se discute la relación entre estas características y el tamaño.

ABSTRACT

An experiment was conducted to examine the behavior in shell fighting among individuals of *Pagurus samuelis*. A consistent pattern was found after 84 encounters between bare couples. Winner hermit crabs enter a shell only after the loser's submission. Two groups were clearly identified among experimental specimens: those who overcame in most of their encounters, and those who did not. Although size seems to be an important factor, the differences between both groups are so great that they allow to postulate the existence of dominating and submissive crabs. A discussion of the experiment is presented here along with observations on the importance of size to the outcome in hermit crabs.

INTRODUCCION

El ambiente costero en la zona de mareas es muy variable como consecuencia de las periódicas inmersiones y emersiones a que se ve expuesto. Esto acarrea, secundariamente, altas modificaciones en la temperatura y la salinidad, en particular en litorales rocosos, donde pueden existir pozas de marea que quedan en forma periódicamente aisladas del mar. En estas condiciones, a las que se suma la densidad en general alta de las comunidades locales, los parámetros biológicos tienen a menudo un mayor efecto como factores limitantes para la vida que los condicionantes abióticos (Reese, 1969).

Los cangrejos ermitaños dependen de manera fundamental de la presencia de conchas utilizables, por lo que su escasez puede llegar a convertirse en un recurso limitante que afecte el tamaño de la población (Hazlett, 1970b; Fotheringham, 1967a; Spight, 1977). Los animales, en consecuencia, desarrollan adaptaciones conductuales como la de repartirse el recurso (Hazlett, 1978), utilizar otros objetos como protección (Fotheringham, 1976b) o competir por conchas vacías (Hazlett, 1970a; Bertness, 1981). Esta competencia puede ser tanto inter como intraespecífica, siendo la segunda la de mayor trascendencia (Abrams, 1980).

El presente trabajo se plantea como objetivo el determinar patrones conductuales en la competencia por la concha e investigar la eventual existencia de jerarquías de dominancia entre individuos de una población. Se realizó con material proveniente del litoral rocoso de la Bahía de Todos Santos, costa occidental de Baja California, donde coexisten dos especies de paguros con poblaciones relativamente abundantes: *Pagurus samuelis* (Stimpson, 1857) y *P. hirsutusculus* (Dana, 1851). La primera ocupa el nivel superior del mesolitoral rocoso, mientras que la segunda se distribuye más bien hacia el infralitoral. No existe sino una estrecha zona de sobreposición, lo que hace pensar que la competencia por conchas entre ambas es de poca importancia

INTRODUCTION

The coastal environment in the tidal zone varies very much due to periodic immersions and emersions. Secondly, this causes considerable modifications in temperature and salinity, particularly in rocky littorals that may present tide pools, periodically isolated from the sea. In these conditions, together with the generally high density of local communities, the biological parameters often have a greater effect as limitative factors for life than the abiotic factors (Reese, 1969).

Hermit crabs fundamentally depend on the presence of available shells. This implies that the lack of the latter may become a limitative factor which affects the population size (Hazlett, 1970b; Fotheringham, 1976a; Spicht, 1977). Consequently, the animals develop behavioral adaptations such as sharing the resource (Hazlett, 1978), using other objects as protection (Fotheringham, 1976b) or fighting for empty shells (Hazlett, 1970a; Bertness, 1981). This fighting may be inter- as well as intra-specific, the latter being of major transcedency (Abrams, 1980).

The objective of the present paper is to determine behavioral patterns in shell fighting and to conduct a research on the possible existence of dominance hierarchies among individuals of a population. It was carried out with material from the rocky littoral of the Bahía de Todos Santos, Occidental coast of Baja California, where a relatively abundant population of two species of *Pagurus* coexist: *Pagurus samuelis* (Stimpson, 1857) and *P. hirsutusculus* (Dana, 1851). The first one inhabits the superior level of the rocky mesolittoral whereas the second one is distributed on the infralittoral. The zone of superposition is narrow which implies that the shell fighting between both species is relatively unimportant. The study was limited to *P. samuelis* which prefers *Tegula eiseni* (more than 50% of the cases) and, secondarily, *Tegula planaxis*, *Macrom lividus*, *Acanthina paucilirata* and *Tegula funebralis* shells.

relativa. El estudio se limitó a *P. samuelis*, que ocupa de preferencia conchas de *Tegula eiseni* (en más del 50% de los casos) y, secundariamente, de *Tegula planaxis*, *Macrom lividus*, *Acanthina paucilirata* y *Tegula funebralis*.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos se realizaron con ocho cangrejos machos procedentes de la misma población, de tamaños fluctuantes entre 3.9 y 4.4 mm de largo de cefalotórax y que se encontraban al comienzo de la experiencia en estadio C de su ciclo de intermuda. Se mantuvieron en el laboratorio aislados y desprovistos de conchas en acuarios de 500 cc, con alimento disponible y flujo continuo de agua (0.8 a 1.0 l/h).

Se diseñó una serie de competencias entre parejas de cangrejos desnudos en disputa de una concha vacía de *Tegula eiseni* de tamaño adecuado. Cada individuo, identificado por una o dos letras (Be, C, O, Li, etc.), debió competir con los siete restantes en un torneo que se repitió tres veces. Para ello los animales desnudos fueron colocados en las esquinas opuestas de un acuario cuadrangular, con una concha al centro. La periodicidad de las competencias se determinó mediante un experimento previo: se sacó a un cangrejo de su concha y se colocó junto a otra vacía. En cuanto tomó posesión de ésta se le volvió a sacar, repitiendo el procedimiento hasta que el animal no la ocupara más. El tratamiento se realizó con cinco cangrejos, repitiéndose a las 72, 48 y 24 horas para tener una idea de la capacidad de retención y usarla como base al determinar la periodicidad de las competencias, que se fijó en 24 horas. Este ensayo sobre la persistencia de la memoria debe considerarse sólo como un método auxiliar y no fue sometido a análisis estadístico. Resultó evidente, sin embargo, que luego de 24 horas los animales olvidaban su experiencia anterior.

A los resultados se les aplicó una prueba de ji cuadrada en tablas de contingencia.

MATERIALS AND METHODS

The experiment was conducted with eight male crabs from the same population, of various sizes between 3.9 and 4.4 mm cephalothorax length and who were at the beginning of the experiment in stage C of their intermolting cycle. They were kept in laboratory, isolated and without shells, in aquaria of 500cc, with available food and continuous flow of water(0.8 to 1.0 l/h).

A number of fights for an empty *Tegula eiseni* shell of adequate size were designated between bare crab couples. Each individual, identified by one or two letters (Be, C, Li, etc.), had to fight against the remaining seven in a tournament repeated three times. The bare animals were placed in the opposite corners of a quadrangular aquarium, with a shell in the middle. The fights periodicity was determined by means of a previous experiment: a crab was removed from its shell and placed next to an empty one. As soon as it entered into it, it was removed again, and the process was repeated until the animal stopped entering. This process was applied to five crabs, repeating it after 72, 48 and 24 hours in order to have an idea of the retention capacity and use it as a basis to determine the periodicity of the fights, fixed in 24 hours. This study of the persistence of memory must be considered only as an auxiliary method and was not subject to statistical analysis. Yet, it clearly appeared that after 24 hours the animals forgot their previous experience.

A square χ^2 test in contingency tables was applied to the results.

The apparently small number of experimental animals is justified by the necessity of completing the whole tournament in a short period of time. A longer period would have caused alterations due to the progression of the intermolting cycle, where there usually are physiological and behavioral modifications. In the tabulation of the results (Table I), we have tried the data on individual size comparable with the number of victories in the

Tabla I. Triunfos, derrotas y longitud del cefalotórax en los animales experimentales.
Table I. Victories, defeats and cephalothorax length in the experimental animals.

Cangrejos	Triunfos	Derrotas	Longitud CFT (mm)	% Triunfos ¹	%Tallas ²
Be	17	4	4.4	100.0	100.0
C	16	5	4.3	94.1	97.7
O	14	7	4.3	82.4	97.7
Li	12	9	4.4	70.6	100.0
N	12	9	4.3	70.6	97.7
B	5	16	4.2	29.4	95.5
He	4	17	4.1	23.5	93.2
Na	4	17	3.9	23.5	88.6

¹Considerando 100% al máximo de triunfos obtenidos

²Considerando 100% a la talla del mayor de los animales experimentales

El número de animales experimentales, en apariencia escaso, se explica por la necesidad de realizar el torneo completo en un breve lapso de tiempo. Un periodo mayor hubiera causado alteraciones derivadas de la progresión del ciclo de intermuda donde, en forma normal, hay modificaciones fisiológicas y conductuales.

En la tabulación de los resultados (Tabla I) hemos tratado de hacer comparables los datos sobre tamaño individual con los números de triunfos en las competencias. Para ello expresamos ambas cifras en porcentajes, asignando un 100% al animal que obtuvo la mayor cantidad de victorias (que fueron 17) y se establecen las demás cifras en función de ésta. En la columna 6 se asigna 100% al animal de talla máxima y con el resto se procede en la misma forma anterior.

RESULTADOS

a) Patrones conductuales

A lo largo de los 84 enfrentamientos fue posible determinar un esquema general, que se describe a continuación. Los primeros movimientos fueron siempre de desplazamiento hacia la derecha, junto a la pared del recipiente. Al detectar al adversario se dirigían hacia él, llegando a pasar, en seis casos (7.1% del total), por encima o casi tocando a la concha. Los animales se enfrentaban e inmediatamente se agredían, tironeándose y empujándose de preferencia con el quelípodo derecho, que es de mayor tamaño, aunque

fightings. So both figures are expressed in percentage and 100% is assigned to the animal who obtained the highest number of victories (that summed up 17) and the other figures are established according to this one. In column 6, 100% is assigned to the animal of maximum size and the same previous method is applied to the remaining animals.

RESULTS

a) Behavioral Patterns

A general pattern was determined after 84 encounters and its description is presented here. The first move were always a displacement to the right, along the aquarium wall. When the animals detected their opponent, they started to approach it, passing over or nearly touching the shell in six cases (7.1% of the total number). The animals immediately confronted and attacked each other, pulling and pushing preferentially with the right chelipod, which is bigger, though they also happened to use the left one and even the ambulatory pereiopods. None of the opponents was ever mutilated during those encounters and the outcome was always expressed by the loser's submission, who remained motionless on its shell with its pereiopods up. As soon as the loser showed this behavior, the winner set him free and made his way usually to the shell. If the motionless crab reacted, the winner came back to attack him until he was immobilized again. Once the shell was occupied, the loser remained motionless, whereas his opponent walked across the aquarium. In

utilizando secundariamente el izquierdo y aún los pereiópodos ambulatorios. En estos enfrentamientos nunca se produjo mutilación de ninguno de los contendientes y el desenlace siempre se expresó por la actitud sumisa del derrotado, quien quedaba inmóvil, vuelto sobre su caparazón y con los pereiópodos en alto. Al momento de manifestarse esta conducta, el vencedor lo soltaba e iniciaba su marcha, por lo regular hacia la concha. Si el cangrejo inmóvil se reactivaba, el vencedor regresaba a atacarlo hasta lograr de nuevo la inmovilidad del derrotado. Ya ocupada la concha, el vencido persistía en su inmovilidad, mientras su adversario recorría el acuario. En cuatro de las 84 ocasiones (4.7%), uno de los cangrejos, en lugar de adoptar una actitud de sumisión, emprendió la huída, encontrando, por azar, la abertura de la concha, en la que se introdujo rápidamente. No hubo aquí enfrentamiento y bastó el despliegue agresivo para determinar quien sería el vencedor. En todos estos casos el cangrejo perseguidor insistió en su ataque, aún cuando su enemigo hubiera ya ocupado la concha.

La duración máxima de un enfrentamiento fue de 37 minutos y la mínima de 30 segundos.

b) Resultados globales. Dominancia.

En la tabla I se señala el número de triunfos y derrotas para cada uno de los ocho animales experimentales, individualizados por letras. Las pruebas estadísticas demostraron que estos resultados son significativos, a pesar del número relativamente reducido de animales que se manejó en el experimento. A primera vista resalta la existencia de dos grupos: uno formado por cinco animales que reunieron más éxitos que fracasos (B, C, O, Li, N) y otro compuesto por tres individuos que sumaron más derrotas que triunfos (Be, He, Na). El límite entre ambos grupos, como puede verse, es bastante claro, ya que el peor triunfador obtuvo más del doble de éxitos que el mejor derrotado. En esta tabla se consignan también las tallas y se muestra que, en general, las menores corresponden a animales que demostraron una actitud de sometimiento después de los combates. La columna número 5 (porcentaje de triunfos) asigna un 100% al

four of the 84 encounters (4.7%), one of the crabs, instead of submitting, broke into a run, finding by chance the shell entrance, which he penetrated immediately. It was not a real fight but the aggressive display was enough to determine who was going to be the winner. In all the cases, the pursuing crab persisted in his attack, even when his opponent had already occupied the shell.

The maximum duration of an encounter was 37 minutes and the minimum was 30 seconds.

b) Global results. Dominance

Table I shows the number of victories and defeats for each of the eight experimental animals, individualized by a letter. The statistical tests proved that these results are significant, despite the relatively small number of animals used in the experiment. At first sight, Table I reports the existence of two groups: one is made up of five animals that were more often winners than losers (B, C, O, Li, N) and the other is formed by three individuals that summed up more defeats than victories (Be, He, Na). As it can be seen, the limit between both groups is quite clear, since the worst winner obtained more than twice the number of successes than the best loser. The sizes also appear in this table and it is shown that in general, the smallest ones correspond to animals who presented a submission attitude after the fights. Column number 5 (percentage of victories) assigns 100% to the animal that obtained the highest number of victories in the 21 fights, that is Be. The success rate of the remaining animals situates He and Na, who obtained only 23.5% of Be victories, in the last places in the competition. Column 6, which compares sizes, again situates Be in the first place, accompanied this time by Li. The smallest sized animal, Na, is 3.9 mm of cephalothoracic length, which represents 88.6% of the maximum size considered in the experiment. Hence, it clearly appears that size differences do not keep the proportional relationship in the same magnitude than the differences in numbers of victories. These data are presented by figure 1, which shows more clearly the disproportion

animal que obtuvo el mayor número de éxitos en los 21 combates, que fue Be. El porcentaje de los demás ubica en los últimos lugares de la competencia a Hey Na, que obtuvieron apenas el 23.5% de los triunfos alcanzados por Be. La columna 6, que compara tallas, sitúa de nuevo a Be en el primer lugar, esta vez acompañado de Li. El animal de menor tamaño, Na, mide 3.9 mm de longitudcefalotorácica, lo que representa el 88.6% del tamaño máximo considerado en el experimento. Es evidente, entonces, que las diferencias de tamaño no guardan relación proporcional de la misma magnitud que las diferencias en número de triunfos. Estos mismos datos se han ordenado en la figura 1, que muestra con mayor claridad la desproporción entre las tallas y el número de éxitos en los enfrentamientos.

La tabla II muestra, en resumen, los resultados de todos los enfrentamientos. El sentido de la flecha indica el sentido del triunfo: el segundo ensayo, por ejemplo, muestra la linealidad casi perfecta, que sólo se rompe por el triunfo obtenido por Na sobre B.

DISCUSION

Adaptando los puntos de vista de otros autores, Bertness (1981) ha enmarcado los tipos de competencia por un recurso en dos grandes modelos. En el primero, el animal ganador es aquel que se apropiá del recurso evitando el enfrentamiento ("...being more efficient to obtaining them..."); en el segundo, el animal lo aprovecha sólo después de haber excluido a sus competidores, a veces a través de un enfrentamiento. En este caso, considerada la concha como el recurso en disputa, el esquema conductual se ajusta al segundo modelo propuesto. Parece importante el establecimiento de jerarquías, ya que los despliegues agresivos no produjeron heridos o mutilados luego de 84 enfrentamientos. El aparente desperdicio energético que implica una lucha física en lugar de la toma de posesión inmediata de la concha queda compensado al establecerse una relación de dominancia/sometimiento que garantiza que, a posteriori, el poseedor del recurso en disputa no se verá en la necesidad de reafirmar la posesión de la concha en nuevos combates. En ese

between the sizes and the number of victories in the encounters.

Table II shows a summary of the results of all the encounters. The direction of the arrow indicates the outcome: the second drawing, for example, shows the nearly perfect lineality, broken only by the victory of Na on B.

DISCUSSION

Following other authors' point of view, Bertness (1981) applied two general models on the types of resource fighting. In the first one, the winner is the one that occupies the resource avoiding the encounter ("...being more efficient to obtaining them..."); in the second one, the animal takes possession of it only after eliminating his opponent, sometimes through a fight. In this case, as the shell is the resource the animals are fighting for, the behavioral pattern follows the second model. The establishment of the hierarchy seems to be important since the aggressive display did not cause wounded nor mutilated crabs after 84 encounters. The apparent waste of energy implied in a physical fight instead of the immediate shell occupation is justified when a relationship of dominance/submission is established. It guarantees to the winner, a posteriori the property of the shell he fought for without having to reaffirm the shell property through new fights. It is interesting to emphasize that the fight does not end until the dominance of one of the opponents is unequivocally established. This is made clear by the winner's demand of total submission and immobility from the loser until he enters the shell, even if this implies a second encounter which will only reaffirm the winner's superiority. This system produces a short or long term saving of energy, thanks to the elimination of future fights. Hence, it does not seem adequate to qualify them as less efficient, as it is implied in Bertness' statement (*vide supra*). The type of fighting described was practically the only one that occurred in the experiments we carried out. This allows us to infer that it is a behavioral characteristic common to the species. In the 4.7% of the cases in which the loser, instead of adopting

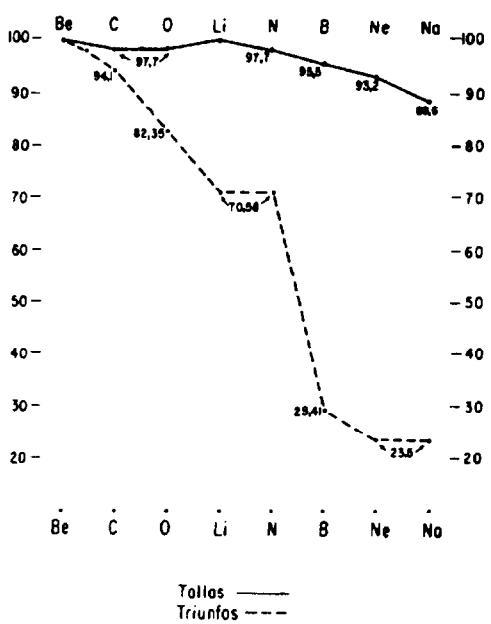


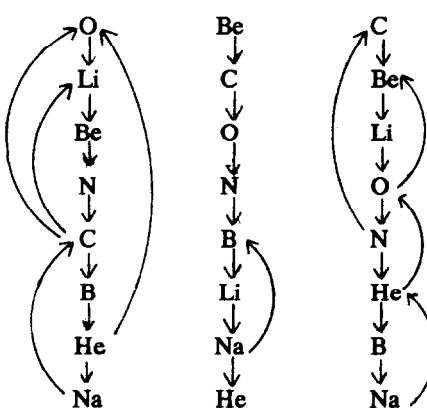
Figura 1 Tallas y números de triunfos comparados y expresados en porcentajes para los ocho animales experimentales

Figure 1. Sizes and number of victories compared and expressed for the eight experimental animals.

sentido es interesante recalcar que la lucha no termina sino hasta el establecimiento inequívoco de la dominancia de uno de los contendientes, lo que se prueba por la exigencia que hace el vencedor de total sumisión e inmovilidad por parte del derrotado hasta el momento de la toma de posesión de la concha, aún cuando esto requiera de un segundo enfrentamiento que no servirá sino para reafirmar la superioridad del triunfador. Este sistema da como resultado, a mediano o largo plazo, un ahorro de energía, producto de la eliminación de futuros combates. No parece adecuado, entonces, calificarlos como menos eficiente, que es lo que se desprende de la afirmación de Bertness (vide supra). La forma de competencia que se describe fue prácticamente la única que se dió en los experimentos realizados, lo que permite inferir que se trata de una característica conductual común a la

Tabla II. Resultados de cada una de las tres rondas de la competencia. (Las flechas indican el sentido del triunfo).

Table II. Results of each of the three rounds of fights. (The arrows indicate the direction of the outcome).



the expected submission attitude broke into a run and occupied, by chance, the shell, the winner's aggression continued, which proves that the shell occupation indicates the end of the encounter, only after the occupying crab had succeeded in getting the opponent's submission.

It is interesting to note that in 100% of the cases the moves started with a displacement to the right, probably due to the pagurus' a symmetry, whose right chela is more developed.

In general, dominance is established according to the size, even when it is not easy to determine cause and effect relationships. If all the animals born in a cohort are of similar size, it is very probable that some environmental factors are responsible for the faster growth in some individuals. It is proved (Markham, 1968, among others), and we have verified it in an unpublished chapter of the present work, that the influence of the shell is determinant for the growth. Therefore, the animals that obtain better and bigger shells

de una característica conductual común a la especie. En el 4.7% de los casos en que el cangrejo derrotado, en lugar de adoptar la actitud de sometimiento esperada emprendió la huída y ocupó, por azar, la concha, la agresión del vencedor continuó, lo que prueba que la posesión de la concha indica el final del enfrentamiento sólo si el poseedor de ella ha logrado antes, la sumisión del adversario.

Es interesante destacar que en el 100% de los casos los movimientos se iniciaron con un desplazamiento hacia la derecha, hecho muy posiblemente ligado a la asimetría del paguro, que tiene más desarrollada la quela de este lado.

En general, la dominancia se establece en función del tamaño, aún cuando no es fácil establecer relaciones de causa a efecto. Si todos los animales de una cohorte nacen de tamaño sensiblemente similar, es muy probable que sean algunos factores ambientales los responsables de un crecimiento más acelerado en algunos individuos. Esté probado (Markham, 1968, entre otros), y lo hemos corroborado en un capítulo inédito de este mismo trabajo, que la influencia de la concha es determinante en el crecimiento, de modo que los animales que obtienen mejores y más grandes conchas llegan a tamaños netamente mayores que los poseedores de conchas de talla insuficiente. Esto, a su vez, acrecienta la diferencia de temperamento entre dominante y sumisos, de modo que los segundos seguirán utilizando las conchas menos adecuadas, lo que retardará su crecimiento y reafirmará su sumisión. Sin embargo, es notable que en este trabajo se evidencien dos grupos claramente diferenciados en cuanto al número de triunfos en la disputa por la concha y que estos dos grupos no guardan relación proporcional con las tallas de los animales. Esto se observa claramente en la figura 1, que compara las tallas con el número de triunfos de los ocho animales del experimento: si se analizan las cifras extremas, se ve que los animales que tienen el 88.6% de la talla de los mayores sólo obtienen un número de éxitos que es el 23.3% de aquellos.

La línea divisoria entre los dos grupos

increases the difference of temperament between dominant and submitted crabs so that the second ones will continue using less appropriate shells, which will slow down their growth and reaffirm their submission. However, it is notable that in this paper two clearly differentiated groups as to the number of victories in shell fighting are established and that those groups do not keep proportional relationship with the animals sizes. This can be clearly seen in Figure 1, which compares the sizes with the number of victories for the eight animals of the experiment: if the extreme figures are analyzed, it appears that the animals with 88.6% of the size of the biggest only obtain 23.3% of the number of victories attained by the latter ones.

The divisive line between the two significantly different groups passes between the 4.2 and 4.3 mm sizes. Those of 4.2 mm or less get, at best, only five victories, whereas those of 4.3 mm or more obtain, at worst, twelve victories. It is difficult to explain this fact, supposing that, precisely in this size, a sudden change modifying fundamentally the individual aggressivity is produced. It is more reasonable to accept that there are two different groups, one formed by dominant animals and the other by submitted ones, and that a secondary consequence of this behavioral character will be the difference of sizes, which will probably increase with age.

ACKNOWLEDGMENTS

This research is part of series of ecological-behavioral studies conducted by one of the authors (FS) as thesis for a Master's Degree in Sciences and presented in the Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.

The authors wish to thank Anamaría Escofet and Rubén Ríos for the critical revision of the manuscript and their helpful contribution in the final writing.

Katarzyna Michejda translated this paper into English.

significativamente diferentes pasa entre las talla de 4.2 y 4.3 mm. Los de 4.2 mm o menos obtienen, en el mejor de los casos, sólo cinco triunfos, mientras los de 4.3 mm o más logran, en el peor de los casos, doce victorias. Es difícil explicarlo suponiendo que, precisamente en esa talla, se produzca un cambio brusco que modifique fundamentalmente la agresividad individual, pareciendo más razonable aceptar que se trata de dos grupos diferentes, uno formado por animales dominadores y otro compuesto por animales sumisos, y que una consecuencia secundaria de este carácter conductual será la diferencia de tallas, que posiblemente tenderá a acrecentarse con la edad.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación forma parte de una serie de estudios ecológicos-conductuales realizada por uno de los autores (FC) como tesis de Maestría en Ciencias y presentada en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.

Los autores agradecen a Anamaría Escofet y Rubén Ríos la revisión crítica de este manuscrito y sus valiosos aportes a la redacción final.

LITERATURA CITADA

ABRAMS P A (1980) Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia*, 46:365-379.

BERTNESS M D (1981) Interference exploitation and sexual components in a tropical hermit crab assemblage. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 49:189-202.

FOTHERINGHAM N (1976a) Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57:570-578.

FOTHERINGHAM N (1976b) Hermit crab shells as limiting resource. *Crustaceana*. 31:194-197.

HAZLETT B A (1970a) Interspecific shell fighting in three sympatric species of hermit crabs in Hawaii. *Pacif. Sci.* 24:472-482.

HAZLETT B A (1970b) The effect of shell size and weight on the agonistic behaviour of an hermit crab. *Z. Tierpsychol.* 27:369-374.

HAZLETT B A (1978) Shell exchanges in hermit crabs: aggression, negotiation or both? *Animal Behaviour*. 26:1278-1279.

MARKHAM J C (1968) Notes on growth-patterns and shell utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *L. Ophelia*. 5:189-205.

REESE E S (1969) Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Am. Zool.* 9:343-345.

SPIGHT T M (1977) Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. *Biol. Bull.* 152:120-133